

DOCTORAT AIX-MARSEILLE UNIVERSITE

UFR de Psychologie

délivré par *Université de Provence I*

THESE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE PROVENCE I

Formation doctorale : **Psychologie**

**Etude des mécanismes de génération des mouvements saccadiques
chez l'homme :**

**Effets des propriétés de la configuration visuelle sur la latence et
la métrique des saccades**

Présentée et soutenue publiquement par

Soazig Casteau

Le 02 avril 2012

Directrice de thèse :

Mme Françoise Vitu-Thibault

JURY

M. Patrick Cavanagh, Professeur, *Université Paris-Descartes*, Examineur

M. Laurent Goffart, Chargé de Recherche, *CNRS - Aix Marseille Université*, Examineur

M. Dirk Kerzel, Professeur, *Université de Genève*, Rapporteur

M. Simon Thorpe, Directeur de Recherche, *CNRS - Université de Toulouse 3*, Rapporteur

M. Franck Vidal, Professeur, *Aix-Marseille Université*, Examineur

Mme Françoise Vitu-Thibault, Directeur de Recherche, *CNRS Aix Marseille Université*, Directrice

Remerciements

Madame Françoise, comment vous remercier pour tout ce que vous m'avez apporté durant ces années ? Bénéficier de vos connaissances, votre passion, votre compréhension, votre patience, votre générosité, votre rire et surtout votre sourire fût un privilège que vous avez eu la gentillesse de m'accorder. Vous m'avez fait confiance, alors que je tapais à votre porte il y a 4 ans de cela, un peu déboussolée et n'ayant que très peu de connaissances sur l'oculomotricité. Vous avez su me guider, m'aider et m'accompagner vous m'avez toujours fait partager toutes vos connaissances sans aucune retenue. Telle une boussole, vous avez réussi à me faire trouver le chemin de la connaissance par moi-même, plutôt que me donner la carte détaillée avec les routes toutes tracées. Vous m'avez permis de parcourir le globe, de conférence en conférence, et grâce à la confiance que vous avez accordé envers mon travail, j'ai pu accroître mes connaissances et bénéficier de nombreux échanges scientifiquement exaltants, autour d'un poster ou d'une petite bière !

Vous avez su allier les rôles de directrice de thèse, de partenaire de recherche et de co-équipière au quotidien dans cette folle aventure qu'ont été ces 4 dernières années ! Ensemble, nous avons repoussé les limites du temps, allant jusqu'à réaliser un poster en l'espace de 72h pour le terminer 12 petites heures avant de prendre l'avion ! Nous avons repoussé les limites de l'expérimentation humaine, en faisant réaliser un nombre incalculable de saccades vers des triangles au cours de notre petite 15aine manips. Et que devrais-je dire des limites « statisticiennes », il m'a presque fallu rajouter de la mémoire à mon ordinateur pour contenir toutes les analyses réalisées sur les données récoltées... sans parler du nombre de distributions fitées (mais ne parlons pas de ce qui fâche !). Nous avons également repoussé les limites de la physique, je ne compte plus le nombre de verre d'eau/vin/coca/ thé ou café renversé à notre actif...enfin, surtout au votre ! Malheureusement, les lois de la gravité étant ce qu'elles sont... ce sont souvent vos jolies robes qui en ont fait les frais !

J'oubliais également le franchissement des limites « légales », quand un jour de grève, alors que les étudiants bloquaient l'entrée de l'université, vous m'avez fait grimper et me cacher à l'arrière d'un camion pour pouvoir rentrer clandestinement au labo ! Et certaines de vos maximes vont me rester à vie: « il vaut mieux faire pipi pour marquer son territoire que simplement dire qu'on va faire pipi » ! Sans oublier la grande aventure que fût l'organisation de l'ECEM l'été dernier ! Cette conférence était à votre image, scientifiquement exaltante, socialement attrayante et humainement formidable. Merci également de m'avoir permis de faire mon premier vrai grand talk scientifique lors de cette conférence, le cœur battant et les mains tremblantes !

Pardonnez-moi pour ces nombreux week-ends avortés, ces nuits blanches passées à corriger, ces coups de téléphone paniqués, ces deadlines non respectées, ces nombreuses heures passées à relire mes logorrhées sur papier, pour toutes ces choses que seule vous savez. Merci pour tout cela et bien plus encore.

Je tiens à remercier vivement **Simon Thorpe** et **Dirk Kerzel**, qui ont accepté d'être les rapporteurs de ce travail et d'évaluer cette thèse, dans des délais plus que déraisonnables ! Merci également à tous les membres de ce jury, **Patrick Cavanagh**, et **Franck Vidal**, d'avoir accepté de lire, commenter et donner un regard critique sur ce travail. Merci à **Laurent Goffart** qui, en plus d'avoir accepté de faire partie de ce jury, m'a fait profiter de ses connaissances et ses conseils avisés sur le système visuel et oculomoteur. C'est un honneur que vous ayez tous accepté de bien vouloir partager avec moi vos connaissances à l'occasion de cette soutenance.

Sans eux, ce travail ne serait pas : merci à tous les gentils participants d'avoir bien voulu durant quelques heures voire toute une journée me prêter leur œil droit, et d'avoir effectué sans broncher, de baver et d'effectuer des 100aines de saccades vers un triangle... toujours un triangle ! Merci plus particulièrement à Laureline, Guillaume, Virginie, Prisca, Guillaume, Jimmy, Suzanne, Jérémy, Eleonore, Kim, Coralie et tous les autres... et qui, malgré les tortures que je leur ai fait subir, sont restés mes amis !

Je tiens également à remercier toutes les personnes que j'ai pu rencontrer au cours nombreux colloques auxquels j'ai pu assister, qui m'ont donné de nombreux conseils afin d'améliorer mon travail et ma compréhension de l'oculomotricité. Une pensée particulière pour Eric Castet, André Krügel, Ralf Engbert, Martin Rolfs, Sabine Born ainsi que Reinhold Kliegl (Reinhold, I love you ♥) . Je tiens également à remercier **Robin Walker** pour tous ses conseils et ses encouragements.

Les travaux que j'ai mené durant ces dernières années n'auraient pu être réalisés sans le soutien financier du Ministère de la Recherche, ainsi que des financements obtenus par Françoise Vitu de l' Agence Nationale pour la Recherche (#ANR-07-FRAL-014; ANR-10-FRAL-009-01).

Grâce au **Laboratoire de Psychologie Cognitive**, j'ai pu avoir un toit au dessus de ma tête durant mes 8 à 10h de présence quotidienne, le chauffage durant l'hiver et la clim durant l'été, un micro-ondes pour réchauffer ma gamelle du midi mais surtout j'ai ainsi pu rencontrer et côtoyer un grand nombre de chercheurs de renom. Merci également à **Stéphanie et Frédéric** d'avoir signées, tamponnées, remplies, vérifiées, imprimées, envoyées toutes ces paperasses administratives fastidieuses.

Tous les **doctorants et post-doctorants** du LPC me resteront en mémoire, d'eux je me souviendrai d'un fait, d'une attitude, d'une manip voir même d'un parfum ou d'une expression. Bien entendu, il y a certaines personnes dont le souvenir, les souvenirs ne s'effaceront jamais.

Myriam je ne saurai te remercier pour ce travail minutieux que tu as réalisé, toutes ces corrections et conseils donnés, comme dirait Françoise « elle est géniale cette Myriam ! ». J'ai beaucoup aimé partager avec toi mon 1^{er} voyage aux USA, ce fût une aventure formidable qui m'a permis de découvrir la femme qui se cache derrière la chercheuse brillante que tu es.

Les doctorants, les copains de galère, je me souviendrai de tous ces moments « pincessesques »... dont je ne donnerai aucun détail de peur de rougir de honte. **Fofie Fonfec** mes hanches portent encore des séquelles des kilos de comté que tu nous as maintes fois rapporté ! **Stéphanie R**, réussir à t'appriivoiser n'a pas été une mince affaire, mais en t'espionnant par les petits trous du paravent, j'ai réussi à découvrir la greluce formidable qui se cachait derrière ! **Clément**, l'expert en Geekologie, je me souviens de ce jour de grande panique face à mes vieux PC que j'avais tout cassé... tu as gentiment passé ton après midi à m'aider et me rassurer. **Idriss**, tu es un vrai rayon de soleil, la positivité incarnée et une banane qui remontera le moral même à n'importe quel doctorant en fin de rédaction de thèse (et ce n'est pas chose facile !). **Delphine**, je te laisse désormais prendre soins de Madame Françoise, profite de chaque moment passé à ses côtés, c'est une chance que de la côtoyer. **Dash**, tes cookies sont une tuerie comme disent les frenchies ! **Olivia** continue à prendre des photos de Camille torse nu, c'est un régal ! **Yann**, courage avec tes expés, tu vas y arriver ! **Julien**, tu seras toujours une princesse, que tu le veuilles ou non ! **Mariel**, le look Albator t'allait vachement bien ! Ainsi que tous les autres...merci d'avoir rythmé mon quotidien avec ces petits riens.

Il y a 4 ans de cela, nous étions quatre. Quatre jeunes femmes, débutants leur 2^{ème} année de master dont l'objectif était de continuer vers l'aventure thésardesque. Deux d'entre nous sont déjà passées « du côté obscur », et aujourd'hui, c'est à mon tour de quitter le navire, et c'est avec joie mais aussi nostalgie que je regarde en arrière, vers ces 4 années partagées avec vous, Suzanne, Eleonore et Marina.

Suzanne, tu as été la 1^{ère} à quitter le bureau des princesses, et depuis le jour de ton départ tu ne cesses de me manquer. Tu es une femme formidable, d'une générosité sans égal, un sens de l'humour yougoslave inégalable et une bonne humeur à toute épreuve... et tout ceci avec la saccade « express » ! Merci de m'avoir écouté me plaindre, de m'avoir conseillé autant sur le plan scientifique que personnel. Merci pour ces massages improvisés et ces secouages de chaise intempestifs qui m'évitaient de m'endormir. Merci pour ce que tu es tout simplement et encore plus pour ce que tu es pour moi.

Eleonore, la 2^{ème} de la troupe à être devenue « docteur » ! Tu es une femme pleine de surprise, quand on croit croire qui tu es, tu sors toujours de ton chapeau une nouvelle facette de ton caractère qui nous étonne. J'aimerais tant pourvoir et savoir toujours sourire comme tu le fais, quoi qu'il arrive, car tu as cette grande qualité de toujours voir le verre à moitié plein. Je te souhaite de réussir dans la voie de la recherche, tu as toutes les qualités pour.

Marina, je ne crois pas me tromper en disant que la prochaine à passer à la casserole, ça sera toi ! Je rigole encore en repensant à nos aventures à Southampton, Toulouse, Paris ou même simplement à Marseille ! Tes conseils avisés « si on te dis "légende légende" tu dis non... et si une dame te donne un ticket de métro, tu ne le prend pas ! » et ta culture « l'insulte la plus répandue dans les clip de rap c'est "ta mère elle [CENSURE]" ». Même si tu as essayé (en vain) de me faire comprendre et utiliser R, sache que tu auras tout de même contribué à combler de nombreuses lacunes chez moi, notamment en matière de séries télévisées, de clips débiles mais qui font rire, de jeux divers et variés. Merci pour tes mots à la fois drôles et

réconfortants qui ont réussi à me faire décrocher un sourire même dans les moments les plus difficiles

Et la dernière et non la moindre, ma chère Sherlo**KIM** ! Que de folles aventures nous avons vécu, du mystère de la disparition de notre poubelle, aux visites guidées de le ED et le choix cornélien du sandwich triangle (thon mayonnaise ou jambon fromage ?), et des glands mystérieusement apparus dans le frigo. Tu es un chevalier, pourfendeur de vermine, qui n'a pas peur de braver les arlequins pour le bien être de la communauté princessesque. Grâce à toi, nous avons découvert que les princesses étaient de piètres cambrioleuses, et pas très discrètes ! J'ai adoré cette « intimité » bureautiquesque entre nous deux, et je n'aurais voulu de personne d'autre à ta place ! J'emporte avec moi le secret des gâteaux du placard, des gâteaux du tiroir, des gâteaux de l'étagère, des gâteaux de la mezzanine... et des chocolats du placard, de l'étagère, du tiroir... ;). Tu vas énormément me manquer...(ouf ! il y a msn !).

Je ne sais si l'on peut réussir à mener à bien une entreprise aussi difficile qu'est une thèse si l'on n'est pas entouré d'affection, de soutien, de présence et de mots doux.

Mes tatas de Bretagne, **Gaby et Mado**, qui même à plus de 1000 kilomètres m'ont vu grandir et évoluer, ont supporté mon sale caractère mais qui pour autant m'ont toujours encouragé et soutenu. Vous avoir auprès de moi en ce moment si important de ma vie me donne force et courage, merci les tatas !

J'ai également une pensée affectueuse pour vous, **Lily**. Vous avez eu envers moi toute l'affection et le regard tendre d'une vraie grand-mère. Je profite donc de glisser dans ces lignes quelques mots pour vous dire à quel point vous m'êtes cher.

Une pensée émue pour ma **mamé Berthe**. J'ai hérité de ta force de caractère et de ta « hargne » sans lesquelles je n'aurais jamais réussi à mener à bien ce dur travail de thèse. Il nous aura fallu du temps... maintenant il va nous manquer...

Ces dernières lignes iront vers les personnes sans qui je ne serais pas...

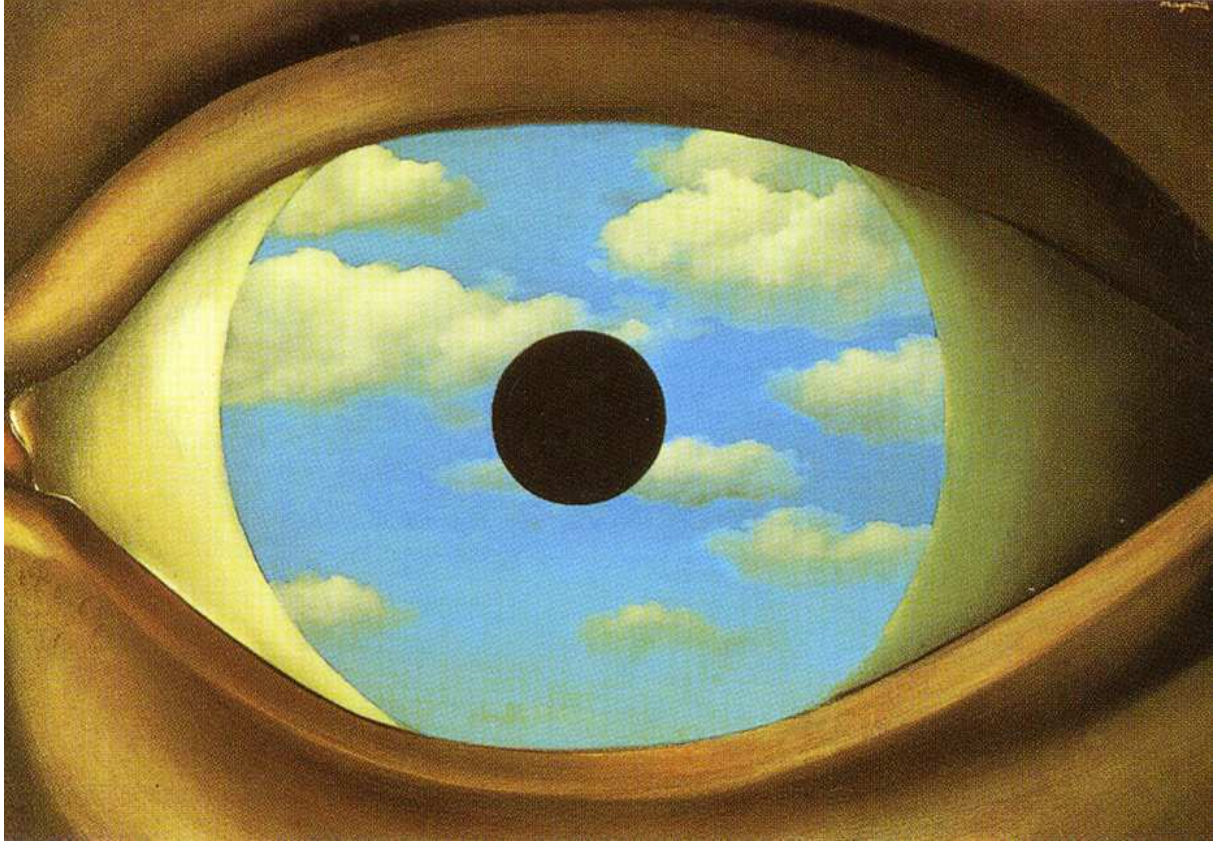
Papa, Maman... j'espère que vous êtes fiers de votre « petite » fille ! Vous n'en avez qu'une, mais alors... vous n'avez pas fait les choses à moitié !!

Maman, tu as sans doutes eu l'oreille qui chauffait à force de m'écouter tantôt me réjouir, tantôt me plaindre durant ces 4 dernières années, tu t'es fais du soucis quand à 3h du matin, tu me voyais toujours travailler à la lumière du feu de cheminée, tu as pris soins de m'envoyer des trucs (dégueulasses soit dit au passage) pour booster mon petit cerveau fatigué et arrêter de pleurer, ton petit cœur de maman a bien souvent été meurtri par mes nombreux pleurs et crises d'angoisse... et tu as souvent cru que ta fille souffrait de troubles bipolaires, passant du rire au larme en l'espace de quelques heures. Merci de m'avoir toujours écouté et si bien conseillé... je t'aime d'amour ma maman. Et maintenant, tu dis à moi ce qu'il a dit Serge !

Papa, mon papa pour qui j'ai toujours 12 ans (voir même 10 ans !). Comme tu as dis un jour « le milieu de la recherche est aussi difficile que celui des cuisines »... une chose est sûre, si je ne fais pas de recherche, je ne travaillerai pas non plus en cuisine ! Je sais bien que je suis responsable du grand nombre de cheveux blancs qui sont apparus sur ta tête ces dernières années, j'espère que tu ne m'en veux pas trop... ton petit cœur de papa a souffert également,

surtout de mes absences... car même si j'ai quitté le nid voilà presque 12 ans déjà, revenir au hameau casteau une fois tous les 6 mois, c'est vraiment pas supportable pour un papa plein d'amour comme toi. T'inquiète pas papa, on va avoir le temps de rattraper tout ça, tu vas pouvoir siffloter en faisant de la brioche et des tartes aux pommes pour ta fille plus souvent maintenant ! Tu es un papa formidable, le meilleur des papas du monde... je t'aime papa.

La vision est l'art de voir les choses invisibles
[Jonathan Swift]



Magritte, the False Mirror (1928)

Table des matières

Chapitre 1.....	1
Introduction – Cadre Théorique.....	1
1. Préambule à l'étude sur la vision active.....	1
2. Les systèmes visuels et oculomoteurs	8
2.1 Anatomie et propriétés du système visuel	8
2.1.1 L'œil	8
2.1.2 Les voies ascendantes : De la rétine au cerveau.....	12
2.1.3 Le cortex visuel primaire (V1) et au-delà	14
2.2 Anatomie et propriétés du système oculomoteur : le système saccadique	16
2.2.1. Généralités sur le système oculomoteur	16
2.2.2. Les saccades: Propriétés et dynamique	18
2.2.3. Les régions corticales et sous-corticales impliquées.....	22
2.2.3.1. La commande motrice : Du colliculus supérieur aux motoneurones.....	22
2.2.3.2. Le colliculus supérieur	25
2.2.3.3. Aires supérieures et projections vers le colliculus supérieur	35
3. Les propriétés des saccades : données comportementales.....	38
3.1 Visée d'une cible isolée.....	38
3.1.1. La métrique des saccades	38
3.1.1.1. Effets des facteurs visuels	38
3.1.1.2 Effets des facteurs endogènes	42
3.1.2 La latence des saccades	44
3.1.2.1 Effet des facteurs visuels	44
3.1.2.2 L'effet du « gap » et des « offset / onset » visuels.....	46
3.1.2.3 Effet des facteurs endogènes.....	50
3.1.2.4 Planification motrice anticipée dans des séquences de saccades.....	53
3.2 Visée d'une cible en contexte visuel	56
3.2.1 La métrique des saccades	56
3.2.1.1 L'effet global sur la précision des saccades.....	56
3.2.1.2 L'effet des distracteurs sur la trajectoire des saccades	61

3.2.2 La latence des saccades	64
3.2.2.1. L'effet des distracteurs éloignés sur la latence des saccades	64
3.2.2.2. L'effet des distracteurs éloignés : Facteurs temporels et visuels	67
3.2.2.3. L'effet des distracteurs éloignés : Facteurs endogènes	70
4. Les modèles de la génération saccadique	73
4.1 La métrique des saccades	73
4.1.1. Mécanismes sous-jacents à l'intégration spatiale.....	75
4.1.1.1. Interactions latérales	75
4.1.1.2. Codage par population (sans interactions latérales).....	78
4.1.2. Modulation endogène de l'activité colliculaire	79
4.2 La latence des saccades	80
4.2.1 Compétition Fixation/Mouvement (Findlay & Walker, 1999)	80
4.2.2 Interactions latérales.....	83
4.2.2.1. Les modèles de Trappenberg et al. (2001) et Meeter et al. (2010)	83
4.2.2.2. Le modèle de Wilimzig et al. (2006)	85
5. Problématique.....	87
5.1 Connaissances actuelles et questions en suspens	87
5.1.1. Métrique des saccades	87
5.1.1.1. L'effet global reflète le codage spatial au sein du colliculus supérieur	87
5.1.1.2. L'effet global : Un rôle des interactions latérales ?	92
5.1.1.3. L'effet global peut-il aussi refléter des stratégies visuelles ?	93
5.1.2. Latence des saccades	94
5.1.2.1. L'effet des distracteurs éloignés : Distance ou excentricité relative ?.....	96
5.1.2.2. L'effet des distracteurs proches : Un effet facilitateur ?.....	98
5.1.2.3. Autres éléments en faveur de l'hypothèse de fixation	98
5.2 Objectifs de la thèse.....	99
5.2.1. Buts et approche	99
5.2.2. Présentation des recherches menées et de leurs objectifs.....	101
5.2.2.1. Projet N°1 : L'effet des distracteurs proches et éloignés	101
5.2.2.2. Projet N°2 : Cartographie des champs d'intégration spatiale	102
5.2.2.3. Projet N°3 : L'intégration spatiale au travers des hémichamps et le rôle des stratégies visuelles.	103

Chapitre 2 : L'effet des distracteurs proches et éloignés sur les caractéristiques des saccades :Remise en question du modèle des interactions latérales.	105
Chapitre 3 : Cartographie des champs d'intégration spatiale et de leur image au niveau du colliculus supérieur chez l'homme	179
Chapitre 4 Les limitations de l'intégration spatiale entre les hémichamps visuels et le rôle des stratégies visuelles	231
Chapitre 5. Discussion générale	299
1. Cadre général de la thèse.....	299
1.1 Rappel du contexte théorique et empirique.....	299
1.1.1 La métrique des saccades	300
1.1.2 La latence des saccades	303
1.2 Rappel de la problématique et des objectifs	305
2. Résultats et Discussion	307
2.1. La métrique des saccades : L'effet global	307
2.1.1. Rôle et propriétés des mécanismes d'intégration spatiale.....	307
2.1.1.1. Cartographie et caractéristiques des champs d'intégration spatiale.....	307
2.1.1.2. Image des champs d'intégration spatiale sur la carte oculomotrice.....	312
2.1.1.3. Discussion : L'effet global, un phénomène d'intégration spatiale.....	314
2.1.2. Rôle des stratégies visuelles	318
2.1.2.1. L'effet global peut aussi refléter des stratégies visuelles.....	319
2.1.2.2. L'effet global n'est pas seulement le reflet de stratégies visuelles	321
2.1.3. Conclusion.....	323
2.2. La latence des saccades : L'effet des distracteurs proches et éloignés	324
2.2.1. Rôle prédominant de l'excentricité des stimuli	324
2.2.1.1. Distracteur controlateral (ou éloigné)	325
2.2.1.2. Distracteur ipsilateral (proches et éloignés).....	328
2.2.1.3. D'autres résultats critiques.....	331
2.2.2. Favoriser l'hypothèse d'un système de fixation.....	332
2.2.2.1. Le rôle limité des interactions latérales	333
2.2.2.2. Système de fixation ou compétition de buts ?.....	334
3. Conclusion et perspectives.....	337
Bibliographie.....	341

Chapitre 1

Introduction – Cadre Théorique

1. Préambule à l'étude sur la vision active

Le monde dans lequel nous évoluons est composé de nombreux objets que nous percevons à l'aide de nos différents sens. Grâce à notre vue, il nous est possible de déterminer les caractéristiques d'un objet telles que sa forme, sa taille, sa couleur, sa position, nous permettant ainsi d'interagir avec celui-ci en produisant un comportement adapté à ce que nous percevons. Bien que nous ayons l'impression de pouvoir traiter tout notre champ visuel en une seule et unique fois, en réalité, nous serions bien incapables de traiter l'intégralité et la complexité d'une scène visuelle, si nous ne pouvions bouger nos yeux.

L'organe sensoriel par lequel transitent les informations visuelles afin qu'elles puissent être traitées par notre cerveau est la rétine.. Afin de traiter correctement une scène visuelle, l'on doit amener successivement les différents objets composant cette scène au centre de la rétine, située au fond de l'œil. Le centre de la rétine, appelé « fovéa » est une petite zone (d'environ 1.5 mm de diamètre), au niveau de laquelle les cellules, ou photorécepteurs, ont une forte résolution et permettent une bonne acuité visuelle. Si les yeux n'amènent pas l'information sur cette zone, nous sommes incapables de voir de façon précise et détaillée l'ensemble des éléments qui composent la scène, et comme illustré à la Figure 1.1., nous sommes incapables de lire une phrase.

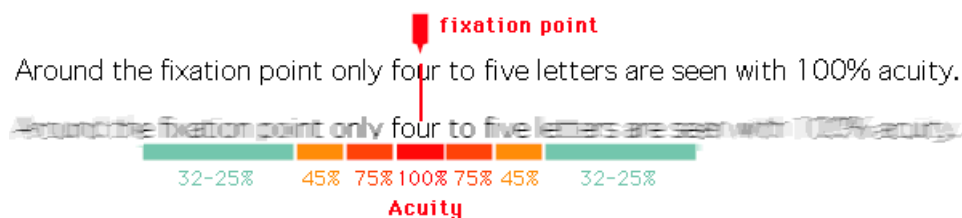


Fig. 1.1. Illustration de la notion d'une meilleure acuité visuelle au point fixé lors de la lecture d'une phrase. Source : Hunziker (2006)

Ceci explique pourquoi lorsque nous lisons un texte, lorsque nous regardons un tableau ou même lorsque nous préparons notre café le matin, nos yeux bougent sans cesse, et ce en moyenne toutes les 200 à 300 millisecondes! Ces mouvements, sont les plus communs

et les plus rapides, ils sont appelés « saccades » et sont exécutés jusqu'à 10 000 fois par jour. Chaque saccade est suivie d'un temps d'arrêt, appelé fixation, durant lequel de nouvelles informations sont acquises, comme illustré à la Figure 1.2.



Fig. 1.2. Illustration de saccades et de fixations lors d'une tâche d'exploration libre de scène visuelle. Source : Yarbus (1967).

La nature de la tâche influence les caractéristiques des mouvements saccadiques. Un résumé de la durée de fixation moyenne ainsi que de l'amplitude des saccades oculaires lors de tâches de lecture, de recherche visuelle et de perception de scène est présenté au tableau 1. On constate la grande variabilité de ces mesures entre les différentes tâches, tant au niveau temporel que spatial. La durée des fixations et l'amplitude des saccades varient aussi de façon importante selon le texte ou l'image présenté(e), inter-individuellement mais également intra-individuellement (pour une revue voir Rayner, 1998). Cette variabilité amène à s'interroger sur la nature et la variété des différents processus qui peuvent influencer une même commande motrice.

Tâche	Durée moyenne des fixations (ms)	Taille moyenne d'une saccade (degrés)
Lecture silencieuse	225	2 (8-9 lettres)
Lecture à haute voix	275	1,5 (6-7 lettres)
Perception de scène	330	4
Recherche visuelle	275	3

Tableau 1 : Durée moyenne des fixations (ms) et taille moyenne des saccades (degrés) dans différentes tâches oculomotrices. Source : Rayner (1998)

Au cours de ces dernières décennies, l'étude des mouvements oculaires a connu une véritable expansion dans un certain nombre de domaines de recherche. Dans le domaine de la psychologie, et plus particulièrement en sciences cognitives, les chercheurs ont étudié les saccades oculaires afin de mettre en évidence et d'analyser les processus visuels, oculomoteurs et cognitifs sous-jacents au guidage oculaire dans une variété de tâches. L'une de celles-ci est la lecture de texte et c'est d'ailleurs dans ce cadre qu'Emile Javal, à la fin du 19^{ème} siècle, découvrit que les yeux effectuent des mouvements rapides interrompus de pause, et qu'il les qualifia de « saccades ». La lecture est étudiée aussi bien dans des tâches de lecture naturelle que dans des tâches de lecture simplifiées où un (ou plusieurs) mot(s) isolé(s) est (sont) présenté(s) en fovéa ou en périphérie. L'étude de la lecture a permis de mettre en évidence de nombreux effets liés par exemple à la longueur des mots ou leur fréquence d'occurrence dans la langue, ainsi que certains des processus visuo-moteurs sous-jacents aux déplacements du regard dans un texte. Néanmoins, elle reste à l'heure actuelle sujet d'un grand nombre de questionnements et de recherches (pour une revue, voir Vitu, 2007).

Une autre tâche et par conséquent un autre champ d'étude concerne la recherche visuelle (*visual search*), et l'étude des relations entre les déplacements de l'attention visuelle et le balayage actif de l'environnement visuel dans le but de repérer un objet particulier (ou cible) parmi d'autres objets (distracteurs). Les études classiques de recherche visuelle utilisent des objets simples, différant par leur forme, leur orientation ou leur couleur, mais d'autres scènes plus complexes peuvent aussi être utilisées. Ces tâches ont pour objectif d'évaluer la prise d'information, l'attention visuelle et les traitements cognitifs impliqués lors de la

recherche d'information et la programmation saccadique. Elles ont permis entre autre de mieux caractériser les propriétés visuelles des objets qui influencent les déplacements des yeux sur une scène visuelle (pour une revue, voir Findlay & Gilchrist, 2003).

La recherche d'information et l'exploration visuelle sont des comportements que nous réalisons au quotidien, et de nombreuses études se sont aussi intéressées à l'exploration libre de scènes visuelles. Le but de l'étude des saccades exploratoires est de formuler des hypothèses sur les traitements visuels sous-jacents au guidage oculaire ainsi que les intentions des individus en fonction de l'intérêt porté aux différents objets. Ces saccades peuvent être examinées tant en situations réelles, comme par exemple lors de l'exploration des rayons alimentaires au supermarché (Vikstrom, 2009) ou lors de la visite d'un musée (Fukuda et al., 2009), qu'en laboratoire lors du visionnement de tableaux, photos, et même, à l'heure actuelle, de pages web (Chanceaux, Guérin-Dugué, Lemaire & Baccino, 2009).

Les mouvements oculaires ont aussi fait l'objet de nombreuses études dans le domaine de la neurobiologie et de la neurophysiologie. A partir d'études anatomiques et d'études utilisant différentes mesures et techniques comme l'enregistrement de l'activité des neurones, les stimulations électriques, l'activation et l'inactivation pharmacologiques de certaines structures chez le singe ainsi que d'autres mammifères, les chercheurs ont étudié les mécanismes et substrats neuronaux sous-jacents au contrôle oculomoteur, et en particulier à la programmation des saccades. De nombreux travaux ont par ailleurs été menés à l'intersection entre la psychologie et les neurosciences, afin de caractériser le comportement saccadique dans des situations visuelles simplifiées et faire le lien entre la recherche chez l'animal et chez l'homme. L'étude de la relation entre les traitements visuels, les traitements cognitifs et la programmation oculomotrice est l'une des approches du domaine de la vision, plus connue sous le nom de « vision active », proposé par Findlay et Gilchrist (2003). Le domaine de la vision active souligne l'importance des mouvements oculaires dans la perception visuelle. Elle pose les questions de « quand » et « où » les yeux vont exécuter un mouvement, et sur quelle(s) base(s), mais s'intéresse également à la planification oculomotrice proprement dite, c'est-à-dire aux opérations corticales et sous-corticales qui permettent l'envoi d'une commande motrice appropriée. Ces questions ont d'autant plus d'intérêt qu'à l'heure actuelle, on connaît bon nombre des aires et structures corticales concourant à la planification oculomotrice, ce qui permet donc d'étudier plus directement quels en sont les mécanismes sous-jacents. En particulier, les études électrophysiologiques chez le primate non humain, le chat mais également le rat ont montré qu'en stimulant précisément certaines zones liées à la

production saccadique, telles que le colliculus supérieur, les mouvements oculaires pouvaient être affectés. Par ailleurs, ces stimulations couplées à des présentations visuelles simultanées ont montré le lien qu'il y avait entre la répartition des stimulations visuelles et la répartition des populations neuronales codant pour ces stimulations.

Les études comportementales réalisées dans ce cadre reposent sur des paradigmes expérimentaux prototypiques permettant de mesurer les propriétés des saccades et d'étudier finement les mécanismes sous-jacents à l'activité de fixation et la programmation saccadique. Ils reposent généralement sur une tâche de visée de cible, dans laquelle le participant doit déplacer ses yeux le plus rapidement et/ou le plus précisément possible vers une cible visuelle périphérique, tandis que la stimulation visuelle, plus ou moins complexe, et la séquence des événements visuels sont manipulées. Dans ces paradigmes, l'étude de la latence des saccades (ou délai entre la présentation d'un stimulus cible et le déclenchement de la saccade) et de leur métrique (ou précision) précisent les différentes étapes de programmation des saccades, et en liaison avec les données neurophysiologiques, donnent éventuellement des indications sur les différents circuits neuronaux impliqués. Comme nous le verrons dans ce travail de thèse, ces travaux ont permis de mettre en évidence certains phénomènes robustes, dont les bases neurales et les mécanismes sous-jacents font néanmoins encore l'objet de controverses. Parmi ceux-ci, on peut citer l'effet global (*Global Effect*) ou la tendance du regard à se déplacer systématiquement vers une position intermédiaire entre deux objets visuels spatialement proches et présentés simultanément en périphérie (Coren & Hoenig, 1972; Findlay, 1982; Deubel, Wolf & Hauske, 1984). On peut aussi évoquer l'effet des distracteurs éloignés (*Remote Distractor Effect*), qui est l'augmentation de la latence des saccades vers une cible périphérique lorsque celle-ci est présentée simultanément avec un distracteur fovéal ou distant (Lévy-Schoen, 1969; Walker, Deubel, Schneider & Findlay, 1997).

Malgré la complexité des scènes visuelles à traiter ainsi que les limites liées aux caractéristiques physiques de notre organe visuel, nous parvenons à traiter des multitudes d'informations au cours d'une fixation, et celles-ci ont toutes potentiellement une influence sur nos mouvements oculaires. Selon les conceptions communes dans le domaine, ce serait tout d'abord les processus précoces, de bas niveau, liés au traitement des propriétés physiques de la stimulation, qui détermineraient les paramètres des saccades. Ces processus formeraient la base pour des traitements plus avancés, dits de plus haut niveau, et faisant intervenir des facteurs cognitifs. Les phénomènes d'effet global et de distracteur éloigné évoqués ci-dessus

reflètent principalement des processus de bas niveau, bien qu'étant sujets aussi à des modulations de plus haut niveau.

Ce travail de thèse s'inscrivait dans le cadre de ces dernières recherches, à l'intersection entre la psychologie et les neurosciences. Il portait sur l'étude des propriétés du système saccadique et constituait une première approche, bas niveau, de l'étude des processus sous-jacents au guidage oculaire dans des scènes visuelles complexes. Plus particulièrement, il se focalisait sur l'étude des propriétés des saccades chez l'homme lors d'une tâche de visée d'un objet cible, présenté de façon isolée ou accompagnée d'un stimulus distracteur à ignorer. Le but était d'étudier les processus qui favorisent le déclenchement d'une saccade à un moment donné après l'apparition d'une cible, et qui entraînent les yeux à une position plutôt qu'à une autre dans le champ visuel, et de déterminer si et pourquoi la présentation simultanée d'un distracteur modifie la latence et/ou la métrique de la saccade. Plus particulièrement, les études réalisées visaient à examiner les conditions (e.g. l'arrangement spatial des stimuli) et ainsi les mécanismes menant à ce que deux objets visuels soient considérés comme un seul (i.e. l'effet global) ou bien entrent en compétition (i.e. l'effet des distracteurs éloignés).

Une partie de ce travail, visant à cartographier l'effet global était principalement descriptive et en ce sens se rapprochait des recherches menées chez le primate non humain, notamment celles portant sur les propriétés des neurones et la dynamique des activités neuronales au sein du colliculus supérieur. Cette structure est connue pour rendre compte des phénomènes de bas niveau, liés à la programmation saccadique, et son organisation en cartes rétinitopiques a motivé la cartographie comportementale réalisée. Une autre partie de ce travail était guidée par les modèles actuels de la programmation saccadique et visait à contraster les prédictions de modèles alternatifs en ce qui concerne les mécanismes sous-jacents à la détermination des paramètres spatiaux et temporels des saccades.

Afin d'amener à la réflexion sur les différentes caractéristiques du système oculomoteur et les études menées dans le domaine, nous aborderons, dans une première partie de ce chapitre, les systèmes visuels et oculomoteurs (2); nous détaillerons l'anatomie et les propriétés du système visuel (2.1), puis l'anatomie et les propriétés du système saccadique (2.2). Ensuite, nous décrirons les données comportementales recueillies lors d'études sur les mouvements saccadiques (3), en abordant tout d'abord les travaux portant sur les saccades vers une cible isolée (3.1), puis ceux portant sur les saccades vers une cible en contexte (3.2). Comme nous l'avons précédemment noté, ces résultats comportementaux ont donné lieu à de nombreux modèles que nous détaillerons dans une troisième partie (4); nous présenterons

tout d'abord les modèles rendant compte de la métrique des saccades (4.1), puis ceux rendant compte de leur latence (4.2). Enfin, dans une dernière partie (5), nous dégagerons la problématique de cette thèse, en résumant les connaissances actuelles et les questions sans réponse (5.1), puis nous présenterons les objectifs et l'approche générale de nos recherches, ainsi que les objectifs de chacun des projets menés (5.2). Dans les trois chapitres suivants, nous présenterons et discuterons les études menées et leurs résultats, celles-ci étant présentées sous la forme d'articles en anglais, et dans un dernier chapitre nous synthétiserons et discuterons nos résultats en lien avec les modèles, et nous proposerons des pistes de recherche faisant suite à ce travail. Les références des présentations orales et affichées de ces travaux, dans des conférences nationales et internationales sont présentées à l'annexe 1.

2. Les systèmes visuels et oculomoteurs

Afin de bien comprendre les phénomènes sous-jacents au guidage oculaire et aux mouvements saccadiques, il est indispensable de faire état de certaines caractéristiques du système visuel. Dans ce chapitre, nous poserons les bases anatomiques et les propriétés du système visuel, en décrivant tout d'abord l'organe visuel, l'œil, et en remontant ensuite jusqu'aux circuits corticaux. Puis, nous nous intéresserons plus précisément au système saccadique, à ses propriétés, sa dynamique et sa topographie.

2.1 Anatomie et propriétés du système visuel

2.1.1 L'œil

L'œil est composé de nombreuses couches et parties différentes (Figure 2.1). La lumière va donc traverser les différentes couches, les différentes composantes optiques de l'œil à savoir : (1) la cornée, (2) l'humeur aqueuse, (3) la pupille, (4) le cristallin, (5) l'humeur vitrée pour enfin se refléter au niveau de la rétine (6). Celle-ci va transformer l'intensité lumineuse en influx nerveux par le biais des cellules photoréceptrices.

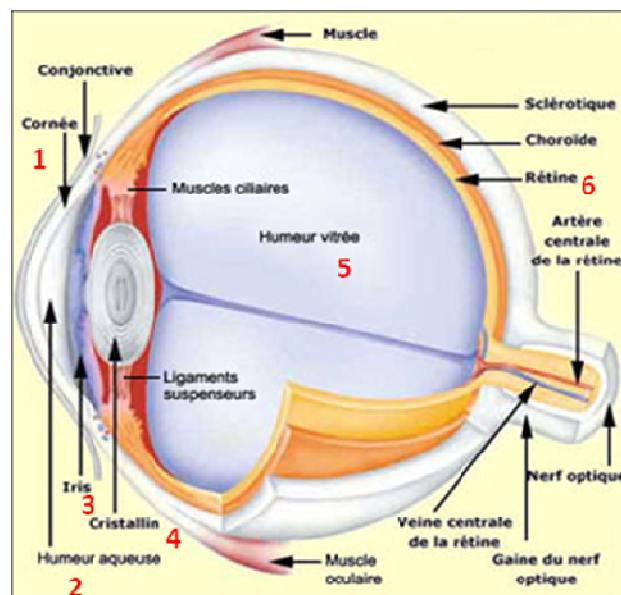


Figure 2.1. Coupe transversale du globe oculaire, adaptée d'après Purves et al. (2005)

La **rétine** est le centre de la vision, c'est une membrane d'environ 22 mm de diamètre et de 0.5 mm d'épaisseur, qui tapisse la face interne de l'œil. On distingue généralement la rétine centrale et la rétine périphérique. Différentes zones constituent la rétine centrale.

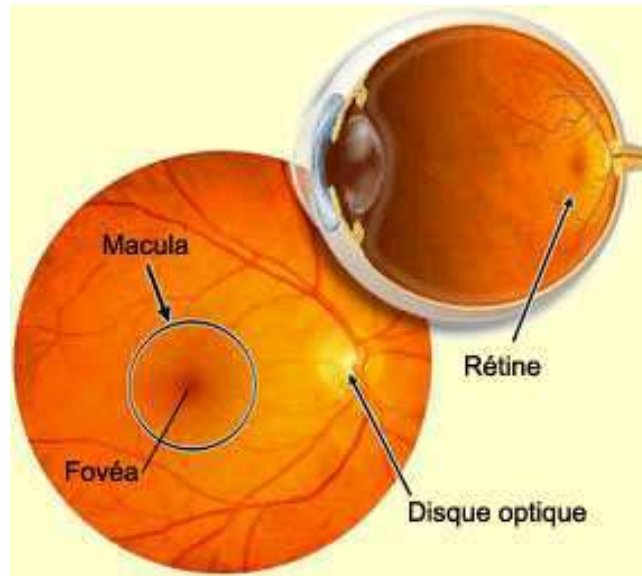


Figure 2.2. Schéma des différentes parties de la rétine. Source : Purves et al. (2005).

Comme on peut le voir sur la Figure 2.2, au centre de la rétine se discerne une partie plus sombre, appelée la « **macula** », et au centre de la macula se trouve un petit creux qui est appelé « **fovéa** », au niveau duquel l'acuité visuelle est la meilleure. Les vaisseaux sanguins pénètrent dans l'œil en passant par une région circulaire légèrement décolorée qui est appelée le « **disque optique** ». Ce disque se trouve au début du nerf optique, et c'est à cet endroit que se rejoignent les axones des cellules ganglionnaires (voir ci-dessous) pour former le nerf optique. Le disque optique est également appelé « point aveugle » ou « **tâche aveugle** » car il n'y a aucun photorécepteur à cet endroit.

Pour être traitée correctement par le cerveau, la lumière va réaliser une sorte de course de relais entre les différentes couches de la rétine (Figure 2.3). La première couche à traiter la lumière (couche des segments externes) est située en profondeur et contient les **cellules photoréceptrices** ; ces cellules sont dédiées à la conversion de la lumière en influx nerveux. L'influx nerveux va être ensuite transmis aux **cellules bipolaires**, situées dans la deuxième couche (couche nucléaire interne), puis aux **cellules ganglionnaires**, situées dans la troisième couche (couche ganglionnaire). Ce sont ensuite les axones des neurones ganglionnaires qui vont passer le relais au cerveau. À côté de cette voie directe allant des photorécepteurs au cerveau, deux autres types de cellules contribuent au traitement rétinien de l'information

visuelle. Tout d'abord, les cellules dites « **horizontales** » reçoivent l'information des photorécepteurs et la transmettent aux cellules bipolaires voisines. Puis les cellules « **amacrines** » qui reçoivent les informations des cellules bipolaires et modulent l'activité des cellules ganglionnaires. Ces cellules couvrent chacune une région précise de notre champ visuel, un champ récepteur, qui, lorsqu'il est stimulé va modifier l'activité de la cellule. Chaque type de cellule possède une taille et une forme de champ récepteur qui lui est propre.

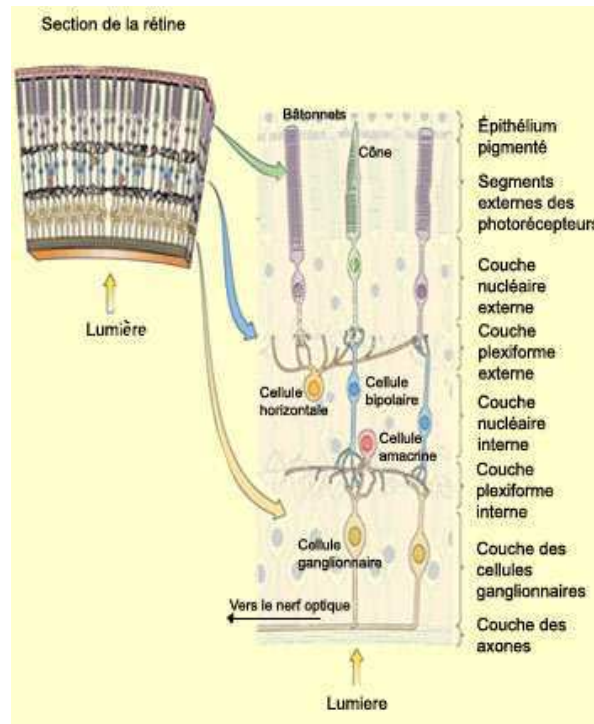


Figure 2.3. Représentation schématique des six différentes couches au niveau de la rétine. Source : Purves et al. (2005).

Nous allons désormais plus particulièrement nous intéresser aux cellules photoréceptrices se trouvant dans la couche des segments externes. En effet, c'est à ce niveau que se fait la conversion de la lumière en un signal nerveux qui sera ensuite traité par le cerveau. Les cellules photoréceptrices sont composées de quatre parties différentes: un segment externe, un segment interne, un corps cellulaire et une terminaison synaptique.

La forme du segment externe (composé de disques empilés renfermant les pigments sensibles à la lumière), permet de distinguer les deux grands types de photorécepteurs : **les cônes et les bâtonnets**. Il y a un plus grand nombre de disques composant les bâtonnets que les cônes, et c'est cette caractéristique qui fait que les bâtonnets sont beaucoup plus sensibles

à la lumière que les cônes (environ 1000 fois plus sensibles). Ainsi, lorsqu'il n'y a qu'une faible lumière, telle que lors de la vision nocturne, ce sont les bâtonnets qui sont davantage mobilisés, tandis que durant la vision diurne, ce sont les cônes. Outre cette différence liée à leur sensibilité à la lumière, les cônes et les bâtonnets se différencient aussi par leur répartition sur la rétine (Figure 2.4).

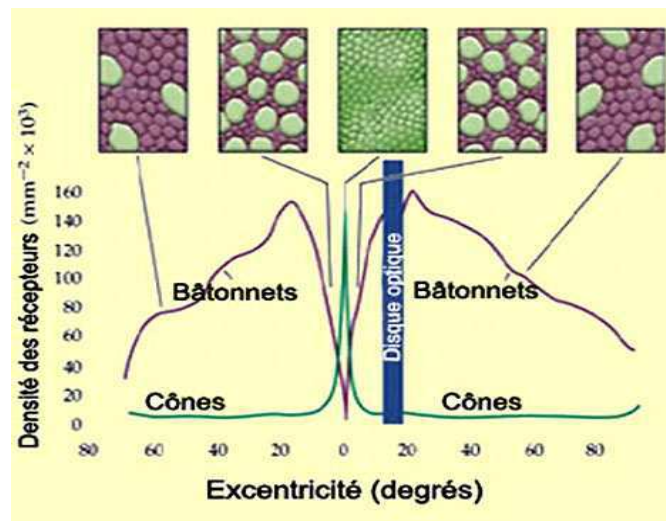


Figure 2.4. Répartition des cônes et des bâtonnets sur la rétine. Au centre de la rétine, les cônes sont nombreux et concentrés, puis, au fur et à mesure que l'on s'éloigne du centre, les bâtonnets prennent peu à peu place. Source : Purves et al. (2005).

En effet, cette répartition n'est pas uniforme: les cônes sont concentrés au niveau de la fovéa et les bâtonnets sont beaucoup plus nombreux en périphérie. C'est la concentration élevée des cônes au niveau de la fovéa qui permet une bonne **acuité visuelle**. L'acuité visuelle est la capacité à distinguer deux points très proches. Elle dépend de plusieurs facteurs, mais particulièrement de la précision de la réfraction¹ de l'œil et de la proportion de cônes et de bâtonnets à un endroit de la rétine. Ainsi, lorsqu'un objet se trouve projeté au niveau du centre de la fovéa, à une excentricité de 0° (voir Figure 2.4), ce qui est le cas pour un objet que l'on fixe avec notre regard, ce sont les cônes qui vont traiter l'influx lumineux, et la perception de l'objet présentera la résolution la plus fine. Mais plus on s'éloigne de la fovéa, plus la taille des cônes augmente, leur densité diminue, ce sont alors les bâtonnets qui vont traiter un objet placé en vision périphérique. C'est probablement pour cette raison que nos yeux bougent fréquemment ; ils vont permettre d'amener l'objet d'intérêt au centre de cette zone de grande

¹ changements de direction des faisceaux lumineux

acuité visuelle qu'est la fovéa. Par ailleurs, le nombre de photorécepteurs connectés à une même cellule ganglionnaire est beaucoup plus grand en périphérie qu'au centre. En effet, alors qu'il y a plusieurs bâtonnets reliés à une seule cellule ganglionnaire, il n'y a qu'un seul cône relié à une cellule ganglionnaire. Cette circuiterie permet d'accroître la sensibilité à la lumière en périphérie de la rétine. Mais, la contrepartie est que la résolution spatiale est beaucoup moins bonne en périphérie à cause de la convergence de nombreux bâtonnets sur une même cellule ganglionnaire. En résumé, si l'acuité visuelle est maximale lorsque les stimuli sont au centre de la fovéa, c'est grâce non seulement à la forte concentration des cônes, mais également au faible rapport photorécepteur/cellule ganglionnaire à ce niveau précis de la rétine.

La forme des photorécepteurs, le nombre de leurs disques, la sensibilité à la lumière et leur répartition au niveau de la rétine sont des caractéristiques permettant de faire la différence entre les deux types de cellules photoréceptrices. Mais il existe une autre différence, c'est la sensibilité aux couleurs. En effet, il existe trois types de cônes chez l'homme qui présentent chacun une sensibilité maximale pour une longueur d'onde particulière (correspondant au rouge, au vert et au bleu); leur activation combinée permet donc la vision des couleurs. Contrairement aux cônes, les bâtonnets ne contiennent qu'un seul photopigment, ils sont tous identiques et ne permettent donc qu'une vision en nuances de gris.

Alors que les autres neurones de la rétine n'émettent que des potentiels électriques, les **cellules ganglionnaires** sont quant à elles, les seules à transmettre le signal nerveux sous forme de potentiels d'action. Ce sont les axones des cellules ganglionnaires qui forment le nerf optique et transmettent l'information au-delà de la rétine. Les potentiels d'action qui sont transmis par le nerf optique sont porteurs d'une information beaucoup plus complexe et sophistiquée que la représentation point par point de l'environnement, encodée par les photorécepteurs.

2.1.2 Les voies ascendantes : De la rétine au cerveau.

Comme nous l'avons vu, ce sont les cellules ganglionnaires qui sont chargées de transmettre l'influx nerveux provenant des cellules photoréceptrices au cerveau. Pour cela, les axones de ces cellules vont parcourir (1) le nerf optique, (2) le chiasma optique et (3) le tractus optique, et 80 à 90% d'entre eux vont terminer leur course dans les corps genouillés

latéraux (Figure 2.5), pour ensuite projeter au niveau du cortex visuel primaire ou cortex strié (voir Section 2.1.3).

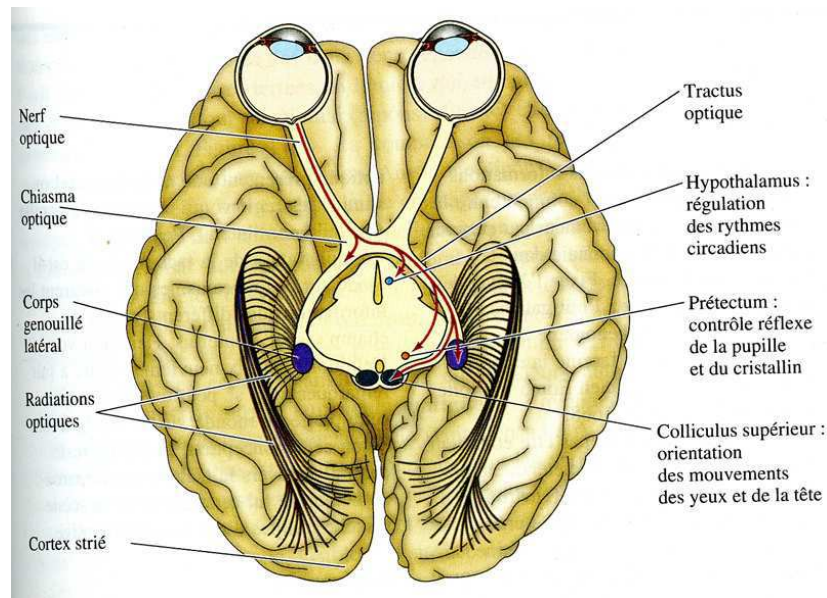


Figure 2.5 Représentation schématique des voies empruntées par les axones des cellules ganglionnaires. Source : Purves et al. (2005)

Les axones des cellules ganglionnaires provenant de la partie temporale de la rétine reçoivent les informations du champ visuel opposé et continuent vers le **tractus optique**. Cependant, les axones provenant du côté nasal de la rétine vont se croiser au niveau du chiasma optique, ceci afin que la moitié droite du champ visuel soit perçue par l'hémisphère cérébral gauche, et vice versa. Après avoir traversé le **chiasma optique**, les axones vont emprunter le tractus optique. La majorité des fibres nerveuses du tractus se projettent sur le **corps genouillé latéral**, qui est le relais principal permettant d'amener les informations au cortex visuel primaire.

Le corps genouillé latéral, tout comme la rétine, est composé de plusieurs couches, six au total ; chaque couche contient des populations de neurones traitant de façons distinctes les informations en provenance de la rétine. Le corps genouillé latéral droit traite les signaux visuels en provenance du champ visuel gauche et vice versa pour le corps genouillé latéral gauche. Dans les deux couches ventrales, appelées couches **magnocellulaires**, se trouvent des neurones dont le corps cellulaire est de taille relativement grande. Les quatre couches dorsales, nommées **parvocellulaires**, sont composées de neurones de petite taille. La voie parvocellulaire, qui reçoit principalement les projections venant des cônes est sensible aux

hautes fréquences spatiales et à la couleur, et est impliquée surtout dans la vision centrale. La voie magnocellulaire, reliée indirectement aux bâtonnets est à l'inverse sensible aux basses fréquences spatiales ; elle est plus rapide que la voie parvocellulaire et elle est impliquée de façon plus importante dans la vision périphérique.

Les 10 à 20% restant des axones provenant des fibres du nerf optique rejoignent le toit du mésencéphale (**tectum**), pour terminer dans une paire de noyaux : les **Colliculi Supérieurs**. On va parler d'agencement **rétinotopique**² pour caractériser la relation topographique entre la répartition des cellules rétiniennes et celle des neurones colliculaires. On trouve ainsi dans cette organisation centrale la cartographie du champ visuel. Puis, le colliculus supérieur va transmettre les informations aux noyaux pré-oculomoteurs de la formation réticulée afin de permettre l'orientation du regard. Une information visuelle va être définie par sa localisation dans le champ visuel et une carte sensorielle va se construire dans la couche supérieure du colliculus supérieur ; elle va ensuite entraîner une modification de l'activité neuronale au niveau de la couche profonde du colliculus au sein de laquelle le champ d'exploration visuelle est représenté sous forme de carte motrice. La saccade s'effectue vers une position du champ visuel qui correspond à la région active de la carte motrice. Il est important de noter que le colliculus supérieur est une structure intégrative, qui reçoit de nombreuses afférences du cortex, y compris du cortex visuel (voir Section 2.1.3). Néanmoins, l'exécution d'une saccade ne nécessite pas obligatoirement que les informations visuelles aient auparavant été traitées au niveau du cortex visuel.

2.1.3 Le cortex visuel primaire (V1) et au-delà

Comme nous venons de le voir, les signaux visuels subissent un premier traitement au niveau de la rétine, et des corps genouillés latéraux, puis les informations vont être analysées par le **cortex visuel primaire**, ou l'aire V1. Le cortex visuel est composé de six différentes couches organisées de façon rétinotopique (Figure 2.6): les informations venant du centre du champ visuel, c'est-à-dire de la fovéa, sont traitées par la partie rostrale de l'aire V1 et celles venant de la périphérie du champ visuel sont traitées par la partie caudale. Par ailleurs, c'est dans la région fovéale que la vision est la meilleure, et cette région est surreprésentée par rapport aux régions périphériques ; on parle de **Facteur de Magnification Corticale**. Comme

² L'organisation rétinotopique fait référence à l'organisation topographique des cellules sensibles à des stimuli visuels. Les cellules répondant à une stimulation visuelle venant d'une zone particulière du champ visuel sont localisées à côté de neurones dont le champ récepteur couvre des positions adjacentes. Ainsi, l'ensemble des cellules forme une carte topographique du champ visuel.

l'ont observé Cowey et Rolls (1974), il y a une correspondance précise entre l'excentricité d'un stimulus dans le champ visuel et l'étendue de sa représentation corticale en millimètre ; un stimulus présenté en fovéa occupe une zone plus grande au niveau du cortex visuel qu'un stimulus périphérique (Tableau 2). Le facteur de magnification corticale est directement proportionnel à l'acuité visuelle chez l'homme.

Eccentricity degrees	0	1	3	5	7	10	15	20	30	40	60	70
Magnification factor, mm/degree.	15.1	8.3	4.16	3.08	2.1	1.75	1.16	0.82	0.49	0.34	0.224	0.159

Tableau 2. Magnification corticale en fonction de l'excentricité en degrés d'un stimulus visuel.
Source : Cowey et Rolls (1974)

Le cortex visuel primaire se situe aux pôles postérieurs des lobes occipitaux. Les diverses informations concernant le monde visuel lui parviennent par des canaux séparés, déjà décomposées en un certain nombre de caractéristiques. Hubel et Wiesel (1962) ont enregistré à l'aide d'électrodes l'activité des neurones au sein de l'aire V1 chez le chat, puis le primate non humain (Hubel & Wiesel, 1968) et ont observé que les neurones répondaient préférentiellement à l'orientation des bords des stimuli. Ainsi, le codage de l'orientation particulière d'un stimulus se fait par l'activité d'une population distincte de neurones qui vont répondre à une orientation donnée. Les propriétés spécifiques des neurones du cortex visuel primaire et de leurs champs récepteurs font des cellules de V1 des éléments indispensables pour percevoir les attributs essentiels d'un objet visuel.

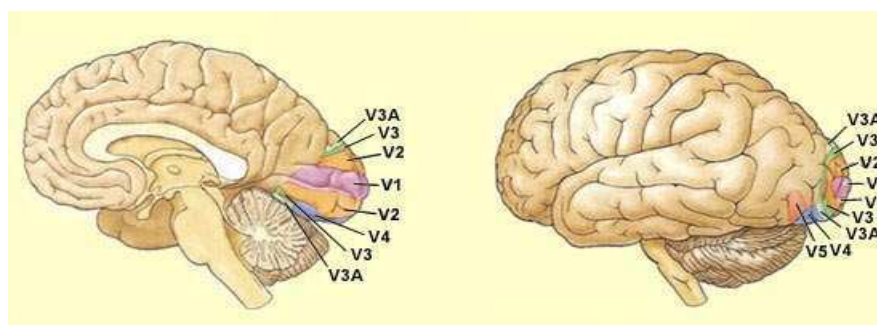


Figure 2.6 Représentation schématique des différentes aires visuelles au niveau du cortex visuel.
Source : Purves et al. (2005)

Après V1, les informations transitent par l'aire V2 qui joue un rôle très important dans la perception des contours, des couleurs, des textures et de l'orientation. Au-delà de l'aire V2,

les informations seront séparées en deux voies distinctes: (1) la **voie ventrale** (voie du Quoi ?) dans laquelle les informations de forme et de couleur seront analysées afin d'aboutir à une reconnaissance des objets présents dans la scène visuelle et (2) la **voie dorsale** (voie du Où ?) dans laquelle les informations liées au mouvement et aux positions dans le champ visuel seront analysées de façon à permettre les mouvements oculaires en direction des objets présents. L'aire V3 analyserait les formes et les distances tandis que l'aire V4 traiterait les couleurs et les formes immobiles. Enfin l'aire V5 jouerait un rôle dans la perception du mouvement (Purves et al., 2005).

2.2 Anatomie et propriétés du système oculomoteur : le système saccadique

2.2.1. Généralités sur le système oculomoteur

Comme nous l'avons vu dans la Section 2.1.1, c'est au niveau de la fovéa que l'acuité visuelle est la plus élevée. Les mouvements oculaires qui consistent à amener sur la fovéa l'image des objets présents dans le champ visuel permettent de ce fait une vision claire de l'environnement, à savoir une reconnaissance de tous les éléments qui nous entourent et une perception de notre environnement visuel dans toute sa complexité. Plusieurs muscles, innervés par des nerfs oculomoteurs, sont mis en jeu lors des mouvements oculaires.

On recense trois paires de muscles : les muscles droit interne et droit externe, les muscles droit supérieur et droit inférieur, et les muscles oblique inférieur et oblique supérieur. Ces muscles permettent les rotations horizontales (droite/gauche), verticales (haut/bas) et torsionnelles du globe oculaire. Lors des déplacements angulaires horizontaux, ce sont les **muscles droits internes et externes** qui sont mis à contribution, tandis que lors des déplacements angulaires verticaux, ce sont à la fois les **muscles droits supérieur et inférieur** ainsi que les **muscles obliques** qui sont en action (Figure 2.7).

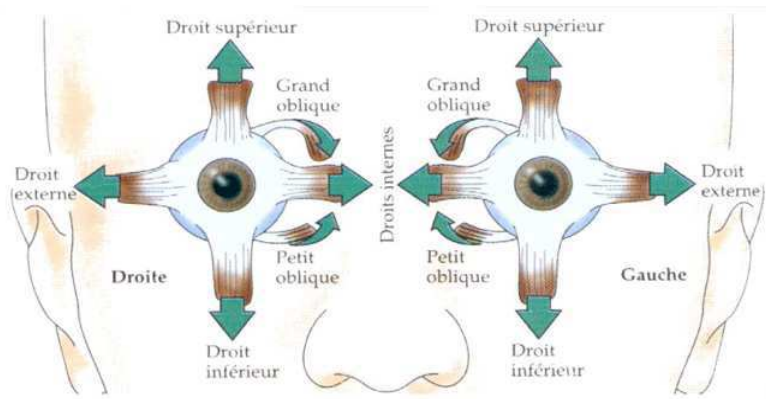


Figure 2.7 Représentation schématique des muscles extra-oculaires. Source : Purves et al. (2005)

Pour pouvoir exécuter les mouvements adéquats et au bon moment, les muscles sont sous le contrôle des neurones moteurs, qui se trouvent au niveau de la formation réticulée. Cette communication se fait via trois paires de nerfs qui proviennent du tronc cérébral : (1) le nerf oculomoteur commun, (2) le nerf pathétique et (3) le nerf oculomoteur externe.

- (1) Le **nerf oculomoteur commun** est le plus imposant des nerfs oculomoteurs. Les axones du nerf oculomoteur commun parcourent un chemin complexe afin d'innervent les muscles droit supérieur, droit inférieur, petit oblique et droit interne.
- (2) Le **nerf pathétique** est le plus long des nerfs oculomoteurs, mais il est également le plus fin. Ses axones innervent les muscles obliques.
- (3) Le **nerf oculomoteur externe** innerve le muscle droit externe et interne. Ce nerf a la particularité d'avoir deux types de neurones dont les axones innervent spécifiquement chaque muscle. Ainsi, on identifie les motoneurones dont les axones innervent le muscle droit externe et les neurones innervant le droit interne.

On recense deux types de mouvements oculaires : les mouvements réflexes et les mouvements volontaires dirigés vers un but. Les mouvements réflexes ont pour objectif de favoriser la stabilité visuelle, ce sont les réflexes vestibulo-oculaire (VOR) et optocinétique (OKR). Les mouvements volontaires incluent les mouvements de poursuite (relativement lents, contrôlés volontairement), de vergence (lents, qui alignent chaque œil avec les stimuli à différentes distances) et les mouvements saccadiques (rapides et balistiques).

2.2.2. Les saccades: Propriétés et dynamique

Le système saccadique est responsable du contrôle des rotations extrêmement rapides des globes oculaires : les **saccades**. Bien que totalement inconsciente la plupart du temps, une saccade est un mouvement rapide, un saut, généralement réalisé de façon conjointe par les deux yeux qui vont ainsi se déplacer dans la même direction au même moment. Nous pouvons donc dire que les saccades nous permettent une exploration visuelle du monde. Mais si les saccades oculaires permettent de réorienter notre regard vers de nouveaux objets d'intérêt, c'est essentiellement pendant les périodes de « pause », appelées **fixations oculaires** que le traitement de l'information visuelle prend place. Pendant l'exécution d'une saccade, l'image défile rapidement sur la rétine, et la perception est réduite. C'est ce phénomène qu'on appelle « **suppression saccadique** », bien que le traitement de l'information visuelle ne soit a priori pas bloqué/supprimé lorsque les yeux sont en mouvement (Castet, 2010).

Les saccades sont des mouvements ayant un profil de vitesse stéréotypé comme illustré à la Figure 2.8; elles se caractérisent par une accélération initiale brusque, puis une décélération rapide qui permet d'arrêter le mouvement. Le pic de vitesse correspond à la vitesse maximale des yeux au cours du mouvement ; il augmente proportionnellement avec l'amplitude de la saccade (400-600 deg/sec). Les profils de vitesse des saccades sont généralement symétriques, et donc déterminer le pic de vitesse est relativement simple. La vitesse des saccades, liée à leur exécution motrice est essentiellement déterminée par l'activité de structures situées dans le tronc cérébral. La **durée** d'une saccade, définie comme l'intervalle de temps qui s'écoule entre le début et la fin du mouvement est généralement de l'ordre de quelques dizaines de millisecondes et dépend également de son amplitude.

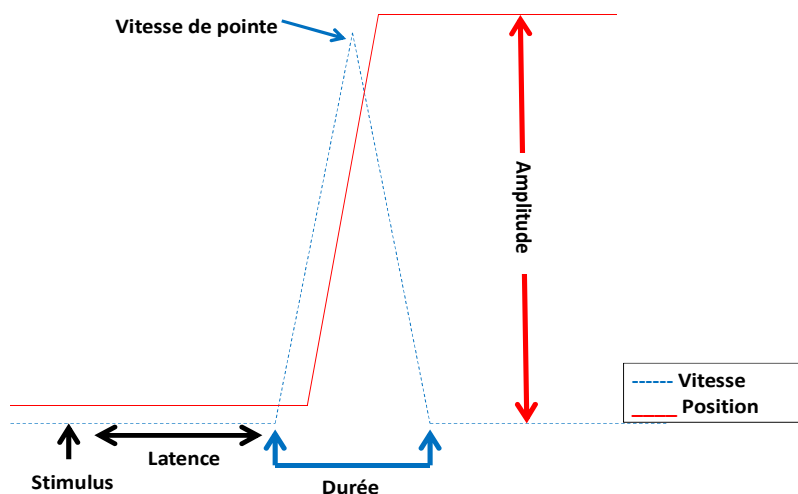


Figure 2.8. Principaux paramètres mesurés lors de la production d'un mouvement saccadique.

Les relations entre la vitesse et l'amplitude, et la durée et l'amplitude d'une saccade sont linéaires (voir Figure 2.9). La forme de la relation amplitude/durée/vitesse présente des caractéristiques relativement similaires d'un individu sain à l'autre, elles permettent de voir si une saccade est « normale » ou pas. Ces relations sont appelées séquences principales ou « *main sequences* » (Zuber & Stark, 1965 ; Findlay & Gilchrist, 2003). Il faut toutefois noter que ces relations présentent des variations inter et intra-individuelles, et qu'elles dépendent aussi de facteurs tels que la vigilance, la motivation, la position de l'œil dans l'orbite au départ de la saccade, ainsi que les conditions expérimentales (pour une revue, voir Goffart, 2009).

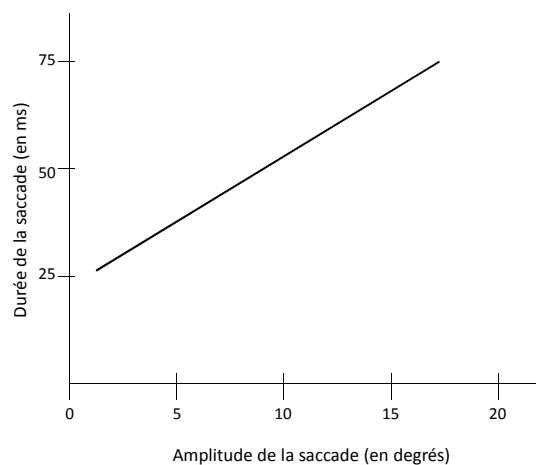


Figure 2.9. Illustration de la séquence principale.

Les saccades sont décrites comme étant des mouvements balistiques, c'est-à-dire qu'une fois lancées, leur trajectoire resterait fixe et indépendante de la stimulation visuelle, tout comme celle d'un ballon de football tiré en direction du but. Cependant, de nombreuses recherches suggèrent que ce n'est pas complètement le cas, comme illustré à la Figure 2.10 (e.g. Péliisson, Guitton & Goffart, 1995). Une saccade peut être initialement exécutée vers une position, mais, à mi-parcours changer de trajectoire et atterrir à une position différente de celle visée lors de son déclenchement (Van Gisbergen, Van Opstal & Tax, 1987).

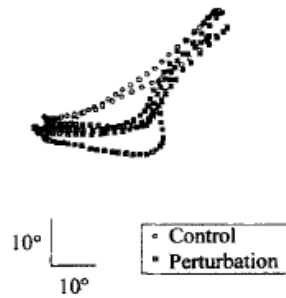


Figure 2.10 Illustration de trajectoires de saccades montrant une déviation en cours d'exécution. Dans la condition dite de perturbation, une impulsion électrique était appliquée au niveau du colliculus supérieur, chez un chat, tandis que la saccade était réalisée. Dans la condition contrôle, il n'y avait pas de stimulation électrique. Source : Pélisson et al. (1995)

L'exploration de scènes visuelles ou bien encore la lecture de texte, sont réalisées grâce à des mouvements saccadiques suivis de temps de fixation. Ces moments pendant lesquels les yeux restent relativement stables ont une durée moyenne d'environ 200 à 300 ms, bien que celle-ci soit très variable. En plus du temps de traitement de l'information visible, cette durée inclut aussi le temps de programmation du prochain mouvement. Ce temps, ou bien encore la **latence** de la saccade, que l'on peut difficilement estimer dans des conditions naturelles d'exploration, est généralement mesurée à partir de la présentation d'un stimulus visuel périphérique lors de la fixation d'un autre stimulus ; il s'agit alors du temps qui sépare la présentation du stimulus du déclenchement du mouvement. Dans ces conditions, la **latence** d'une saccade d'amplitude moyenne (environ 5° à 10°) est de l'ordre de **150 à 200 ms**, bien qu'elle soit extrêmement variable selon le type de tâche à réaliser.

On distingue généralement deux premières catégories de saccades sur la base de leur latence: des saccades dites « volontaires », c'est-à-dire guidées par des facteurs endogènes, dont la latence relativement longue, supérieure à 250 ms, varie en fonction de la tâche à réaliser (pour une revue voir Everling & Fischer, 1998) et des saccades plus « réflexives », liées à l'apparition d'un stimulus dans le champ visuel et également appelées « rapides et régulières » (« *Fast Regular* » ; Fischer & Boch, 1983) dont la latence, plus courte, 120 à 200 ms, varie principalement en fonction des propriétés visuelles de la stimulation (pour une revue, voir Gilchrist, 2011). Les **saccades volontaires** sont mesurées dans des paradigmes tels que celui décrit ci-dessus, et dits d'« overlap » où la présentation de la cible pour la saccade chevauche dans le temps la présentation du point de fixation. Leur latence est d'autant plus longue lorsqu'il s'agit d'**anti-saccades** (250 à 300 ms) en opposition aux **pro-saccades** ;

comme leur nom l'indique, les anti-saccades dirigent le regard dans la direction opposée à celle de la cible visuelle (pour une revue voir Munoz & Everling, 2004). Elles nécessitent pour leur exécution, l'inhibition d'une saccade visuellement guidée et mènent souvent le regard vers une position erronée. Les propriétés métriques des anti-saccades ont souvent été rapprochées de celles des **saccades mémorisées** (« *memory-guided saccades* ») dont la latence est généralement supérieure à 300ms (Pierrot-Deseilligny, Rivaud, Gaymard & Agid, 1991). Ces saccades ont pour objectif de mettre en jeu la mémoire de travail spatiale des participants ; ceux-ci doivent déplacer leur regard un certain délai après l'apparition brève d'une cible en vision périphérique.

Les **saccades réflexives** sont produites lors de l'apparition soudaine d'un nouvel objet dans le champ visuel périphérique. Elles sont réalisées dans des situations dites de « *step* » ou « *gap* », dans lesquelles la cible apparaît respectivement simultanément à l'extinction du point de fixation ou après un certain délai. La disparition anticipée du point de fixation permet le désengagement précoce de la fixation et ainsi un départ plus rapide et spontané en lien avec la stimulation périphérique. Lorsque ce délai est fixe, prédéterminé, des processus de préparation temporelle et motrice entrent aussi en jeu, raccourcissant d'autant plus la latence du mouvement. Dans des conditions optimales, la latence est beaucoup plus courte, 70-90 ms chez le singe (Fischer & Boch, 1983) et 90-120 ms chez l'homme (Fischer & Ramsperger, 1984), et on parle alors de **saccade express**.

L'autre indice permettant de caractériser une saccade est son **amplitude**, qui est habituellement mesurée en degrés ou en minutes d'arc. L'amplitude est un indice important à prendre en compte, car elle permet d'évaluer la précision avec laquelle le mouvement est réalisé. On calcule souvent la différence entre la position d'atterrissage de l'œil et la position réelle du stimulus à viser (ou erreur de visée), ou encore le rapport entre l'amplitude du mouvement réalisé et l'excentricité de la cible (appelé gain). Lorsque la saccade n'est pas parfaitement précise, elle tend le plus souvent à être **hypométrique** (le stimulus a été sous-visé), bien qu'elle soit parfois **hypermétrique** (le stimulus a été sur-visé). Nous verrons ci-dessous les paramètres qui modulent la précision et/ou la latence des saccades (Section 3).

Dans certains cas, la saccade peut montrer une toute petite amplitude, c'est le cas de ce que l'on appelle les **microsaccades**. Les microsaccades sont de toutes petites saccades, réalisées involontairement mais reproduisant à l'échelle miniature les mouvements des saccades volontaires. Elles se produisent généralement lorsque l'on est amené à fixer durant un certain temps un objet, comme un point de fixation. On a l'impression d'avoir les yeux

fixes, mais ils réalisent en fait de tous petits mouvements très rapides et dont l'amplitude peut faire, de .05 degrés à 2°; la plupart des auteurs étant d'accord pour définir les microsaccades comme des saccades ayant une amplitude de moins de 1° (Rolfes, 2009 ; Engbert, 2006). Les microsaccades ainsi que les glissades (ou dérives lentes d'un ou des deux yeux) indiquent que la notion de fixation est relative et que les yeux ne sont jamais parfaitement immobiles.

2.2.3. Les régions corticales et sous-corticales impliquées

2.2.3.1. La commande motrice : Du colliculus supérieur aux motoneurones

Une saccade est produite par la décharge de neurones moteurs situés dans le tronc cérébral, ou **motoneurones**. Ils activent les fibres motrices des muscles extra-oculaires. Ces motoneurones ont une décharge de type «impulsion-échelon» (*pulse-step*). La décharge impulsionnelle (*pulse*) correspond au signal phasique qui induit le déplacement rapide des yeux. La décharge de type échelon (*step*) est le signal tonique maintenant les yeux dans leur nouvelle position, suivant chaque saccade. La décharge phasique a une durée proportionnelle à la durée de la saccade et une fréquence proportionnelle à la vitesse de la saccade. La décharge tonique a une durée proportionnelle à la durée de la fixation et un niveau de fréquence proportionnel à l'excentricité des yeux. Cette modulation de fréquence composée d'une bouffée d'activité phasique suivie d'une décharge tonique, provient de l'activité de différents types de neurones des **générateurs saccadiques** répartis dans le tronc cérébral. Les derniers **neurones dits prémoteurs**, qui produisent l'activité phasique et déclenchent le déplacement de l'œil vers sa nouvelle position, sont appelés neurones « excitateurs phasiques ». Ils sont situés dans la **formation réticulée pontique** (*Medullary Reticular Formation*), près du noyau abducens (*abducens nucleus*) pour les mouvements horizontaux et leurs équivalents pour les mouvements verticaux se trouvent dans la **formation réticulée mésencéphalique** (*Midbrain Reticular Formation*) (voir Figure 2.11). Il y a ainsi deux générateurs saccadiques, un pour les mouvements horizontaux et un autre pour les mouvements verticaux.

Plusieurs types de neurones au sein des générateurs saccadiques sont activés lors de la production d'une saccade. On recense les neurones toniques (*Tonic Neurons*), les Short-Lead Burst Neurons (SLBN), les Excitatory Burst Neurons (EBN), les Inhibitory Burst Neurons (IBN), les Long-Lead Burst Neurons (LLBN) et enfin, les neurones omnipauses (OPN). Nous ne décrivons pas ici tous les différents patterns d'activation de ces neurones, mais uniquement

ceux responsables de l'amplitude et la vitesse des saccades, ainsi que ceux responsables de la fixation.

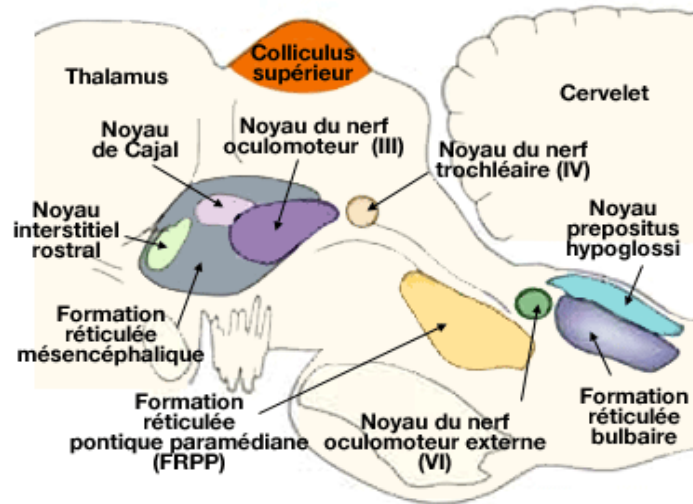


Figure 2.11. Localisation des noyaux oculomoteurs et des différentes structures composant le générateur saccadique. D'après Sparks (2002)

Tout d'abord, les *Short-Lead Burst Neurons*, ne montrent aucune activité durant la fixation et leur bouffée d'activité se fait avant le début d'une saccade et s'achève quelques millisecondes avant la fin de la saccade. Le taux et la durée de chaque bouffée est en corrélation avec l'amplitude et la vitesse des yeux. Les *Excitatory Burst Neurons* établissent des synapses de type excitatrices avec les motoneurones du noyau abducens³ ainsi qu'avec les neurones toniques. Ces neurones fournissent la principale activité excitatrice responsable de la décharge de type impulsion des motoneurones, c'est-à-dire le signal phasique induisant le déplacement des yeux. Les *Long-Lead Burst Neurons* déchargent avant le début d'une saccade, et leur pic d'activité maximal est atteint au moment du déclenchement de la saccade. Ces neurones ont un rôle essentiel dans le codage de l'amplitude de la saccade. Les **neurones omnipauses**, qui ont une activité tonique durant les fixations et les mouvements oculaires lents, reçoivent des signaux des neurones de la région rostrale du colliculus supérieur ainsi que d'autres aires corticales, telles que le Champ Oculomoteur Frontal (Frontal Eye Field - FEF) (Figure 2.12).

³ Le noyau abducens contrôle le muscle droit latéral de chaque œil et permet le mouvement du regard vers l'extérieur.

Le **cervelet** joue aussi un rôle important dans le contrôle des mouvements oculaires, mais pas dans leur initiation ; il intervient au niveau « mécanique », mais contribue aussi d'une part à la précision des saccades et leur rapidité, et d'autre part à l'adaptation des saccades sur le long terme, soit le réajustement de leur amplitude lorsque celles-ci mènent à des erreurs systématiques (pour des revues voir, Pélisson, Goffart & Guillaume 2003 ; Robinson & Fuchs, 2001). Au moins deux régions distinctes au sein du cervelet entrent en jeu dans le contrôle des mouvements saccadiques : le vermis oculomoteur qui participe à la génération d'impulsion d'activité permettant de lutter contre les forces visco-élastiques s'exerçant sur l'œil, et le flocculus qui contribue à maintenir l'activité afin que l'œil puisse continuer à lutter contre les forces visqueuses. Au sein de la partie médio-postérieure du cervelet, les régions impliquées dans le contrôle de la métrique des saccades sont les lobules VI et VII du vermis oculomoteur ainsi que leurs projections sur la partie caudale du noyau fastigial. Cette partie du cervelet reçoit un certain nombre de projections afférentes en provenance entre autre de la formation réticulée et du colliculus supérieur via des noyaux pré-cérébelleux. Il projette en retour, à partir de la partie caudale du noyau fastigial, sur toutes les structures dont il reçoit des afférences directes, ainsi que sur les couches profondes du colliculus supérieur et le thalamus ventro-médian. Il est important de noter que les neurones du noyau fastigial vont influencer sur l'activité des neurones pré-moteurs, tels que les *Excitatory Burst Neurons*, *Inhibitory Burst Neurons* et les neurones omnipauses (pour une revue voir Noda, 1991). C'est en agissant sur ces neurones pré-moteurs que les neurones du noyau fastigial, vont influencer sur l'amplitude des saccades.

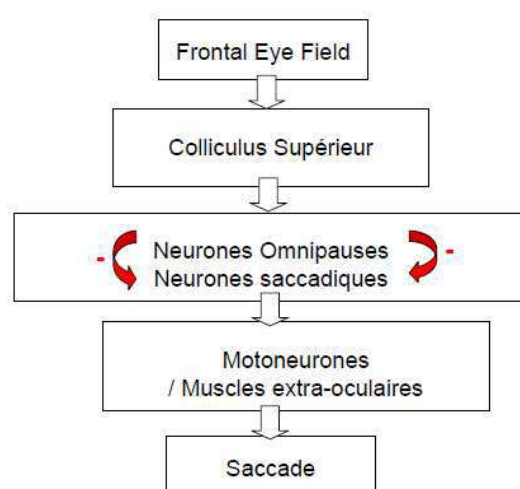


Figure 2.12. Le colliculus supérieur reçoit de nombreuses afférences en provenance des régions corticales, notamment du FEF. La saccade est générée lorsque les neurones phasiques, ne sont plus inhibés par les neurones omnipauses, et que leur information est transmise aux motoneurones puis aux muscles extra-oculaires.

2.2.3.2. Le colliculus supérieur

Les différentes couches : les cartes sensorielles et motrices

Le colliculus supérieur intègre les informations visuelles et les transforme en réponses motrices ; il joue donc un rôle prépondérant dans l'intégration sensori-motrice liée au déclenchement des saccades. Non seulement il reçoit des afférences des autres aires liées à la production des saccades, ainsi que d'autres aires corticales impliquées entre autre dans le traitement des informations visuelles, mais il projette également sur les aires motrices du tronc cérébral, où se trouvent les générateurs saccadiques. Le colliculus supérieur possède une structure stratifiée. Chacune des différentes couches fournit des informations dans le but de produire les mouvements appropriés. La **couche superficielle** du colliculus supérieur reçoit des afférences provenant des axones des neurones de la rétine, formant ainsi une **carte topographique**. Chaque site va être activé par la présence d'un stimulus dans une région précise du champ visuel. En revanche, les neurones se trouvant dans les couches plus profondes, les **couches « motrices »** vont générer des bouffées d'activité qui vont commander l'exécution d'une saccade. Ainsi, l'activation des différents sites de la carte motrice génère des vecteurs de saccade différents en fonction de la position des stimuli sur la carte sensorielle (Figure 2.13). Les cartes visuelles et motrices au sein du colliculus supérieur sont donc composées de cellules répondant à un stimulus précis dans une région spécifique du champ visuel.

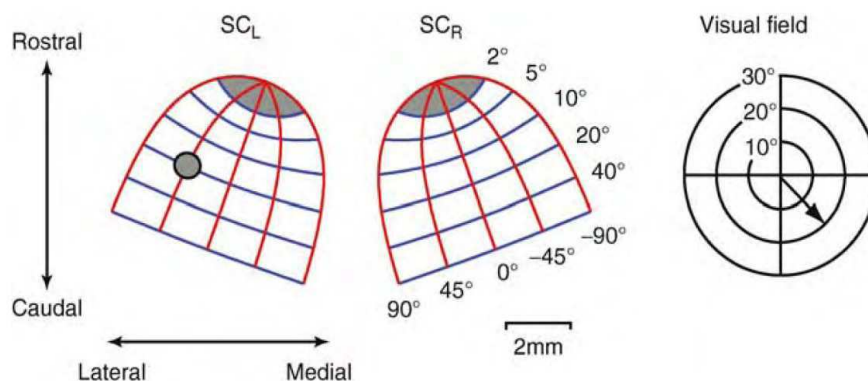


Figure 2.13. Carte motrice du colliculus supérieur du singe. A droite est représenté le champ visuel ; la flèche indique l'exemple d'un vecteur saccadique. Sur la gauche sont représentés les deux colliculi, gauche et droit, avec les courbes saccadiques d'amplitudes (bleues) et de directions (rouges). Le point gris sur la partie gauche correspond au vecteur de la saccade réalisée vers le champ visuel droit. Les zones représentées en gris au niveau des parties rostrales correspondent à la zone dite de fixation. Source : Binder, Hirokawa et Windhorst, (2008)

Comme nous venons de le voir, le colliculus supérieur est composé de différentes couches ; il envoie des commandes aux générateurs saccadiques ou neurones pré-moteurs afin de réguler la commande motrice. On distingue principalement les couches superficielles, les couches profondes ainsi que les couches intermédiaires.

Les couches superficielles sont purement visuelles et reçoivent des afférences directement de la rétine ou indirectement via le cortex visuel. Les neurones situés au niveau de la partie **rostrale** répondent à des stimuli visuels proches de la **fovéa**. A l'inverse, les neurones situés dans la partie **caudale** sont activés par des stimuli plus **périphériques**. Ces couches projettent vers les couches sensori-motrices profondes (Hall & Lee, 1997 ; pour une revue, Sparks & Hartwich-Young, 1989) Les couches profondes jouent un rôle principalement dans l'orientation du regard, non seulement lorsque la tête est fixe, mais également lorsque l'on doit réaliser des mouvements coordonnés de la tête et des yeux. Au niveau de la partie caudale du colliculus supérieur, les neurones codent pour des saccades de grande amplitude, tandis que dans la partie rostrale, ils codent pour des saccades de faible amplitude. Chaque neurone code donc pour une orientation limitée dans le champ visuel. Concernant les saccades verticales, il a été observé que ce sont les neurones se trouvant principalement sur les axes médians et latéraux (selon si elles déplacent les yeux vers le haut ou vers le bas, respectivement) qui déchargeraient. D'après Robinson (1972), leur exécution nécessiterait l'activation coopératrice des neurones des deux colliculi, l'un codant pour les saccades dans l'hémichamp droit et l'autre codant pour les saccades dans l'hémichamp opposé.

Les couches intermédiaires du colliculus supérieur reçoivent de nombreuses afférences de la part de différentes régions, c'est en cela que l'on qualifie le colliculus supérieur de structure intégrative. Les couches intermédiaires du colliculus supérieur reçoivent des afférences provenant du cortex pariétal latéral ainsi que du cortex frontal, notamment des champs oculomoteurs frontaux, du cortex préfrontal dorsolatéral et des champs oculomoteurs supplémentaires ; elles reçoivent aussi des afférences en provenance des ganglions de la base. Les projections efférentes sont en direction de la formation réticulée, le thalamus ainsi que vers le cervelet (pour une revue voir Munoz & Everling, 2004). Les couches intermédiaires du colliculus supérieur contiennent des neurones de projection, appelés «**neurones tecto-réticulo-spinaux**» qui se projettent vers la formation réticulée et qui sont des neurones importants dans la production des mouvements d'orientation des yeux ainsi que de la tête. Une partie de ces neurones décharge une bouffée d'activité avant et pendant la saccade. Ces neurones tecto-réticulo-spinaux se projettent directement sur les neurones excitateurs

phasiques, ainsi que sur les neurones impliqués dans la production de la saccade. La décharge des neurones tecto-réticulo-spinaux code pour une variable dynamique qui est en relation avec ce que l'on appelle l'erreur motrice, c'est à dire la différence entre la position de l'œil à un moment donné et celle qu'il doit atteindre pour diriger la fovéa vers le stimulus cible. Chacun de ces neurones code pour une direction donnée de la saccade. Ainsi une saccade horizontale est produite par les neurones tecto-réticulo-spinaux qui se projettent seulement sur les neurones du générateur horizontal dans le tronc cérébral. Une saccade verticale est produite par les neurones tecto-réticulo-spinaux qui se projettent seulement vers le générateur vertical dans le mésencéphale. Une saccade oblique est produite par les neurones tecto-réticulo-spinaux dont l'axone se partage vers les deux générateurs.

Les différentes catégories de neurones

Les couches motrices profondes et intermédiaires contiennent des neurones, qui vont tout d'abord coder l'information visuelle reçue pour ensuite déclencher la commande motrice. Selon Munoz et Wurtz (1993a, 1995a), ces populations neuronales sont au nombre de trois: les **neurones de fixation**, les neurones de type « *burst* » et les neurones de type « *buildup* ». Ces neurones ont supposément des fonctions motrices distinctes, bien que l'existence de neurones codant spécifiquement pour la fixation est discutée comme nous le verrons ci-dessous.

Les neurones liés à la programmation d'une saccade sont de deux types: les neurones *burst* et les neurones *buildup*. Les neurones « *burst* » ont été uniquement identifiés chez le primate non humain. Ces neurones ont un taux de décharge très lent durant les fixations et présentent des pics d'activité juste avant le déclenchement d'une saccade. Ce seraient des cellules de mouvement dont la particularité serait de décharger juste avant une saccade vers un stimulus visuel. Les neurones de type *buildup* montrent quant à eux une phase de décharge entre le moment où la cible visuelle apparaît et le moment où la saccade est générée. Ces neurones sont appelés *buildup* car ils montrent une lente augmentation de leur activité avant la saccade. Les neurones de type *buildup* seraient localisés dans des couches plus profondes du colliculus supérieur que les cellules de type *burst*.

Selon Munoz et ses collaborateurs (Munoz & Wurtz, 1992; Munoz & Wurtz, 1993a, 1993b) les **neurones de fixation** se trouveraient dans la partie **rostrale** du colliculus supérieur. Ces auteurs ont par ailleurs proposé le terme de « centre de fixation », qui décrirait

la fonction de la région rostrale du colliculus supérieur que ce soit chez le chat ou chez le primate non humain. En effet, chez le primate non humain, il a été observé que ces cellules appartenant à la zone rostrale du colliculus supérieur seraient actives lorsque l'animal fixe un point dans l'espace et inactives durant les saccades (Munoz & Wurtz, 1992). L'injection d'un agoniste du GABA, le muscimol, dans cette région supprime l'activité neuronale, conduisant à des difficultés dans le maintien de la fixation et à une réduction de la latence des saccades vers une cible visuelle. Inversement, l'injection de bicuculline, un antagoniste du GABA, dans cette même région provoque l'effet inverse, soit la prolongation de la fixation et l'augmentation de la latence des saccades.

Munoz et Wurtz (1993a-b) suggèrent qu'il y a une relation de type « *push-pull* » entre les cellules situées dans la région du pôle rostral et les cellules situées dans le reste des couches profondes du colliculus supérieur. Leur hypothèse est que l'activation des cellules de fixation serait nécessaire pour maintenir la fixation visuelle et qu'un désengagement de l'activité de ces cellules serait une condition préalable pour la production d'une saccade (Figure 2.14). Une question encore non résolue est la taille de cette « zone de fixation ». Comme décrit par Munoz et Wurtz (1992), elle sous-tendrait environ 2 degrés au centre du champ visuel. Toutefois, d'autres travaux ont rapporté que des cellules avec des propriétés semblables à celles des neurones de fixation pouvaient être observées dans une plus vaste région du colliculus supérieur, celle-ci s'étendant sur environ 10 degrés du champ visuel (Gandhi & Keller, 1997). Cette inhibition de la production de saccades par les neurones de fixation se ferait via des projections excitatrices sur les neurones omnipauses du **générateur saccadique** (voir Section 2.2.3.1 ; Pare & Guitton, 1994) et des projections inhibitrices sur les neurones pré-moteurs (*EBNs* et *IBNs*) du tronc cérébral.

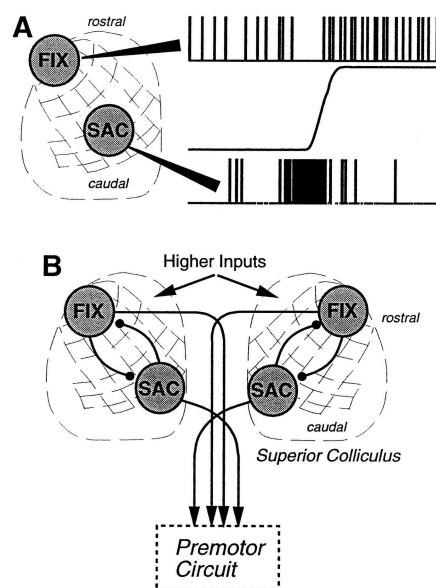


Figure 2.14. A: Activation réciproque d'un neurone de fixation (en haut) et d'un neurone saccadique (en bas), situé dans le colliculus supérieur gauche, lorsqu'un primate non humain génère une saccade vers la droite. B: Hypothèse sur le contrôle de la fixation et l'initiation des saccades. FIX= neurone de fixation; SAC= neurones saccadiques. Figure extraite de Munoz et Istvan (1998)

Cependant, plusieurs arguments vont à l'encontre de cette notion de neurones de fixation. Il apparaîtrait que les neurones de fixation seraient également actifs lors de mouvements de type poursuite (Basso, Krauzlis & Wurtz, 2000, Krauzlis, Basso & Wurtz, 2000). Egalement, Hafed, Goffart et Krauzlis (2008) ont observé que l'inactivation de la zone rostrale du colliculus supérieur chez le primate non humain ne donnait pas lieu à des saccades dites « irrépressibles » ou à un défaut de fixation, mais avait plutôt tendance à biaiser l'estimation de la position de la cible. Plus récemment, Hafed, Goffart et Krauzlis (2009) ont observé que les neurones situés dans la zone rostrale du colliculus supérieur montrent une augmentation de leur activité avant et pendant l'exécution de micro-saccades de très faible amplitude, et manifestent une certaine sélectivité quand à leur direction et leur amplitude. De plus, l'inactivation de ces neurones situés dans la région rostrale réduit de façon significative les mouvements micro-saccadiques. Ces résultats indiquent par conséquent que la région rostrale du colliculus supérieur est impliquée dans la production des saccades de petites amplitudes. Les neurones qui la tapissent ne sont donc pas fonctionnellement différents de ceux dans la partie caudale du colliculus qui codent simplement pour des saccades de plus grandes amplitudes.

Les connexions horizontales (ou interactions latérales)

Comme illustré à la Figure 2.14, panneau A, il y aurait une réciprocité des modes de décharge entre les neurones de fixation et les neurones saccadiques, amenant ainsi à la formation de certains principes décrivant le rôle du colliculus supérieur lors de l'initiation d'une saccade (Munoz & Wurtz, 1993b). Selon l'hypothèse schématisée sur la Figure 2.14, panneau B, les entrées dans les couches intermédiaires du colliculus supérieur provenant des régions du cortex frontal vont sélectivement activer ou inhiber les neurones de fixation (FIX) ou les neurones de saccade (SAC). Il y aurait tout un circuit entre les populations neuronales au sein du colliculus supérieur, qui permettrait l'inhibition mutuelle des neurones de fixation et des neurones de mouvement (Munoz & Guitton, 1989; Munoz & Wurtz, 1993a). Cette inhibition mutuelle serait due à des interactions latérales entre les axones des neurones de fixation et de saccade. Ces connections inhibitrices seraient horizontales, c'est-à-dire au sein d'une même couche du colliculus. Munoz et Istvan (1998) ont observé que ces inhibitions seraient de deux types : rostro-caudale et caudo-rostrales. Une stimulation de la zone rostrale du colliculus supérieur entraînerait une inhibition des neurones de saccades situés dans la zone caudale, et une stimulation de la zone caudale entraînerait une inhibition à la fois des neurones de fixation situés dans la zone rostrale, mais également des neurones de saccades situés à une grande distance du site d'activité.

D'après plusieurs études, la circuiterie interne des différentes couches du colliculus supérieur ne se limite pas aux connexions entre les parties rostrale et caudale du colliculus. D'une part, il y aurait des connexions à la fois inhibitrices entre les colliculi, et également excitatrices, mais pour ces dernières elles seraient uniquement entre les zones rostrales (Munoz & Istvan, 1998; Infante & Leiva, 1986; Wurtz, Richmond & Judge, 1980 ; voir aussi Olivier, Porter & May, 1998) D'autre part, au sein même de la carte motrice d'un colliculus, il y aurait des interconnexions latérales, qui permettraient l'activation des localités voisines (McIlwain, 1982 ; Meredith & Ramoa, 1998 ; Behan & Kime, 1996), mais l'inhibition des endroits éloignés (Dorris, Olivier & Munoz, 2007; Munoz & Istvan, 1998; Olivier, Dorris & Munoz, 1999) ; il en serait de même au niveau de la carte sensorielle (Goldberg & Wurtz, 1972a ; pour une revue voir Isa & Hall, 2009).

Par le biais d'enregistrements électrophysiologiques des différents sites d'activité au sein du colliculus supérieur, on a pu déterminer la taille de ces connexions, et il a par exemple été montré qu'en deçà d'une distance de 1 mm colliculaire chez le primate (Dorris, et al., 2007) et 1,5 mm chez le chat (McIlwain, 1982), les interconnexions seraient de type

excitatrices. Ainsi, lorsqu'un stimulus visuel est présenté, il générerait une augmentation automatique de l'activité de la population neuronale codant pour la position de ce stimulus, et cette activité excitatrice se diffuserait aux populations de neurones voisines, codant pour des emplacements adjacents. Par contre, cela entraînerait aussi l'inhibition des neurones éloignés codant pour des positions éloignées dans le champ visuel.

Il est à noter néanmoins que des travaux semblent remettre en cause la dissociation en termes de portée (courte vs. longue) des connexions excitatrices en opposition aux connexions inhibitrices. Dans leur étude réalisée sur des cellules *in vitro* des couches intermédiaires du colliculus supérieur chez le rat, Lee et Hall (2006) ont montré que les connexions horizontales étaient très courtes ($< 0,5$ mm), qu'elles soient excitatrices ou inhibitrices, et beaucoup plus courtes que l'étendue du colliculus chez le rat ($\sim 3,5$ mm dans les directions rostro-caudales et médiolatérales). Ils concluent que des inhibitions de longue portée au sein des couches intermédiaires du colliculus supérieur ne peuvent être que pluri-synaptiques et éventuellement faire relais dans d'autres structures que le colliculus.

Comme nous le verrons dans la partie sur les modèles de production des saccades (voir Section 4) les interactions latérales jouent, d'après certains auteurs, un rôle prépondérant dans la détermination de la métrique et de la latence des saccades. van Opstal et van Gisbergen (1989) ont émis l'hypothèse que la combinaison des **interactions latérales** de type excitatrices à courte portée et inhibitrices à longue portée rendrait compte du phénomène de moyennage saccadique (ou « *saccade averaging* ») rapporté par Robinson (1972); nous présenterons ci-dessous un phénomène similaire, appelé effet global (voir Section 3.2.1.1). Robinson a observé que la stimulation électrique de deux sites distincts au niveau des couches motrices intermédiaires et profondes du colliculus supérieur entraînait l'exécution d'une saccade dont l'amplitude et la direction étaient la moyenne des vecteurs codés par les populations de neurones stimulés. D'après le modèle de van Opstal et van Gisbergen, cela résulte du fait que les deux positions de la carte qui sont activées en même temps, auxquelles correspondent deux pics d'activité, s'intègrent en un seul pic d'activité intermédiaire, de par la combinaison d'excitations locales et d'inhibitions distantes.

Les champs récepteurs et les champs de mouvement

On dit généralement que les neurones du colliculus supérieur ont de larges champs récepteurs qui se chevauchent (Findlay, 1982). Ce postulat repose sur plusieurs données dont

celles de McIlwain (1975). Cet auteur a mesuré chez le chat la taille et la forme des champs récepteurs. Sa méthode consistait à enregistrer l'activité d'un neurone précis au niveau des couches superficielles et intermédiaires du colliculus supérieur, en réponse à la présentation d'un spot lumineux. Ce spot était présenté à différentes positions dans le champ visuel, autour de la première position à laquelle le neurone montrait une décharge. McIlwain a ainsi pu délimiter la zone du champ visuel codée par le neurone et a observé que les neurones ont des champs récepteurs de forme oblongue, orientée horizontalement le long de l'axe médian horizontal et verticalement le long de l'axe médian vertical et ayant tendance à être dirigée vers la fovéa. Les champs récepteurs des neurones deviennent plus gros à mesure qu'on s'éloigne de la fovéa. Cela est dû au Facteur de Magnification fovéale (Figure 2.15) qui fait que plus on s'éloigne de la fovéa, plus un degré d'angle visuel occupe une petite zone sur la carte colliculaire.

Goldberg et Wurtz (1972a) ont enregistré l'activité des cellules des couches superficielles du colliculus supérieur chez le singe. Ils ont observé que la taille des champs récepteurs avait tendance à augmenter avec l'augmentation de la profondeur d'enregistrement. Cependant, le résultat le plus intéressant ici est que l'augmentation de la taille des champs récepteurs était corrélée avec la gamme d'excentricités codée par les cellules enregistrées, et que plus les champs récepteurs se trouvaient dans des parties plus périphériques du champ visuel, plus ils avaient tendance à se chevaucher. Par ailleurs, non seulement la taille des champs récepteurs était modifiée en fonction de la position des stimuli, mais également l'orientation était différente. Comme illustré à la Figure 2.15, plus les champs récepteurs englobaient des positions proches de l'axe médian horizontal, plus ils avaient tendance à être orientés horizontalement, et plus ils s'éloignaient de cet axe, plus ils avaient tendance à être orientés verticalement.

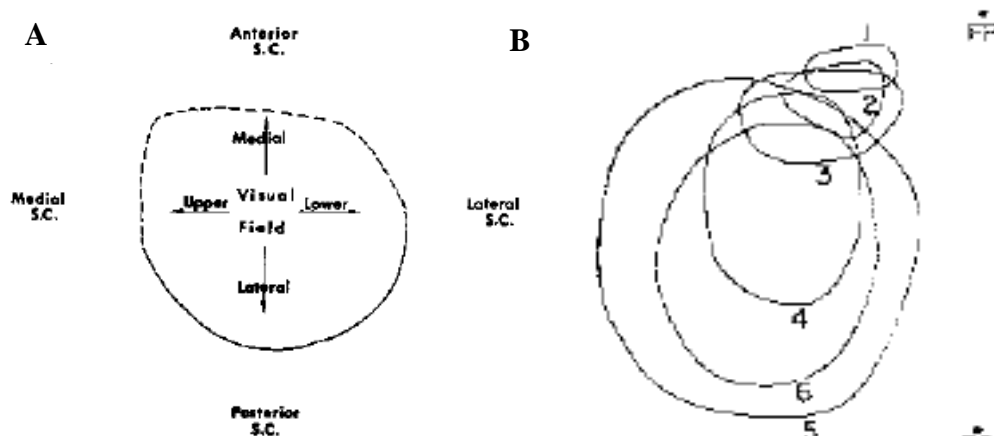


Figure 2.15 A. Représentation topographique de l'organisation du colliculus supérieur (ici est représenté le colliculus droit). Les pointillés représentent la commissure, c'est-à-dire le point de connexion avec le colliculus gauche. B. Illustration de la taille des champs récepteurs des cellules enregistrées chez le singe au niveau des couches superficielles du colliculus supérieur. Chaque cercle correspond au champ récepteur d'un neurone codant préférentiellement pour une gamme d'excentricités données à partir du point de fixation (FP). Source : Goldberg et Wurtz (1972a).

Lorsqu'un stimulus est présenté dans le champ visuel, il apparaît que c'est non pas un seul neurone, mais toute une population neuronale qui va être activée. McIlwain (1975) a montré que la population activée par un seul point dans le champ visuel, d'où la notion de « point image », occupe une région des couches superficielles de taille relativement constante quelle que soit sa position dans l'espace et ainsi quelle que soit la région de la carte colliculaire stimulée. Cela provient de la non homogénéité des projections de la rétine sur le colliculus supérieur, qui sont plus nombreuses en provenance de la fovéa. Même si la partie de l'espace visuel projetant sur la fovéa est codée sur une plus large région de la carte que la périphérie, elle stimule une plus faible proportion de neurones du fait que chacun encode une plus petite partie du champ visuel, et au final les neurones répondant à un point visuel occupent une région de la carte comparable quelle que soit l'emplacement de ce point. Cela a pour conséquence que les champs récepteurs des neurones, lorsqu'ils sont représentés dans l'espace du colliculus, correspondent à des zones de dimensions relativement fixe ; on parle de l'image des champs récepteurs.

Les propriétés des neurones « visuels » au sein des couches superficielles se retrouvent au niveau des couches profondes ou motrices, à savoir qu'un neurone donné ne décharge pas uniquement avant l'exécution d'une saccade vers un point donné du champ visuel mais pour une gamme de saccades vers une large région de l'espace. Les neurones des couches motrices codent donc, chacun pour des gammes de saccades d'amplitudes et de directions voisines

mais variées ; on parle à ce propos de champ de mouvement. Sparks, Holland et Guthrie (1976) ont observé que ces dits champs de mouvement sont de taille plus petite lorsqu'ils codent pour une gamme de mouvements de petites amplitudes que lorsqu'ils codent pour des mouvements plus larges. En d'autres termes, les champs de mouvements sont de plus en plus larges à mesure qu'ils codent pour des saccades vers des régions plus périphériques du champ visuel. Ces auteurs proposent donc que l'exécution d'une saccade vers un point donné de l'espace est précédée de la décharge d'une population de neurones et non pas d'un seul neurone.

Saccades verticales et champs récepteurs

Les modèles populaires de la production des saccades suggèrent que les composantes verticales et horizontales d'une saccade sont produites par des générateurs d'impulsions séparés. Le signal transmis par le colliculus supérieur doit être décomposé en différentes composantes afin de générer un signal qui pourra ensuite être transmis aux motoneurones qui innervent les muscles extra-oculaires (pour une revue, voir Sparks & Mays, 1990). Ce sont des populations de motoneurones différentes qui vont coder pour les différents mouvements (Sparks, 2002) et qui vont ensuite envoyer les informations aux muscles (voir Section 2.2.1). Certaines études chez le primate non humain ont montré que chaque moitié du colliculus supérieur représentait la moitié de l'espace visuel controlatéral (Cynader & Berman, 1972). Plusieurs études neurophysiologiques chez les primates, mais aussi en Imagerie par Résonance ElectroMagnétique (IRMf) fonctionnelle chez l'homme (DuBois & Cohen, 2000) ont montré que chaque moitié de l'espace visuel était représentée dans chaque moitié controlatérale du colliculus supérieur. Ainsi, une cible présentée dans l'hémichamp droit va générer un pic d'activité sur le colliculus supérieur gauche et vice versa. Toutefois, les saccades horizontales et verticales sont différemment représentées dans le colliculus supérieur: les saccades verticales dépendent de l'activation conjointe des deux colliculi, tandis que les saccades horizontales sont représentées dans un seul colliculus (Robinson, 1972). Cette hypothèse semble compatible avec les estimations des champs récepteurs et des champs de mouvements des neurones du colliculus supérieur.

Comme nous l'avons décrit précédemment, Golberg et Wurtz (1972a) ont montré que les champs récepteurs des neurones sont larges et sont orientés soit horizontalement soit verticalement selon leur position dans le champ visuel. Ils ont également observé que les champs récepteurs proches de l'axe médian vertical avaient tendance à déborder légèrement

sur l'hémichamp contralatéral. Même si cela ne concernait pas la totalité des champs récepteurs estimés, cela indique toutefois que les stimuli présentés sur ou bien proche de l'axe vertical ont tendance à se projeter sur les deux colliculi. De plus, comme rapporté par McIlwain (1991) dans sa revue de question, il apparaît que les champs de mouvements se trouvant près de la représentation de l'axe médian vertical débordent aussi sur l'hémichamp contralatéral. Cela suggère que certains mouvements sont précédés de l'activité de neurones dans les deux colliculi.

2.2.3.3. Aires supérieures et projections vers le colliculus supérieur

Le contrôle de l'oculomotricité est complexe car de nombreuses aires entrent en jeu lors de la production d'un mouvement saccadique. Les centres corticaux jouant un rôle important dans la programmation des saccades sont situés au niveau du **lobe frontal** (champs oculomoteurs frontaux, champs oculomoteurs supplémentaires et cortex préfrontal dorsolatéral) et du **lobe pariétal** (champs oculomoteurs pariétaux). Le rôle de ces aires a été mis en évidence tant chez le chat, que chez le primate non humain grâce à des enregistrements neuronaux, des lésions de certaines parties du cortex ou des stimulations électriques de celles-ci. Plus récemment, des études en IRMf, ainsi qu'en Stimulation Magnétique Transcrânienne (TMS) chez l'homme ont mis en évidence ces mêmes réseaux complexes du contrôle oculomoteur.

La Figure 2.16 représente les voies principales impliquées dans la production d'un mouvement saccadique. On peut remarquer que de nombreuses aires projettent sur le colliculus supérieur ; le cortex visuel projette sur les couches superficielles (ou la carte sensorielle), alors que le cortex préfrontal dorsolatéral, le champ oculomoteur supplémentaire, le champ oculomoteur frontal et le cortex pariétal projettent sur les couches intermédiaires du colliculus. Il apparaît aussi que certaines aires du lobe frontal projettent directement ou indirectement (via le cervelet) sur la formation réticulée du tronc cérébral où se trouvent les générateurs saccadiques, c'est-à-dire sans passer par le colliculus supérieur.

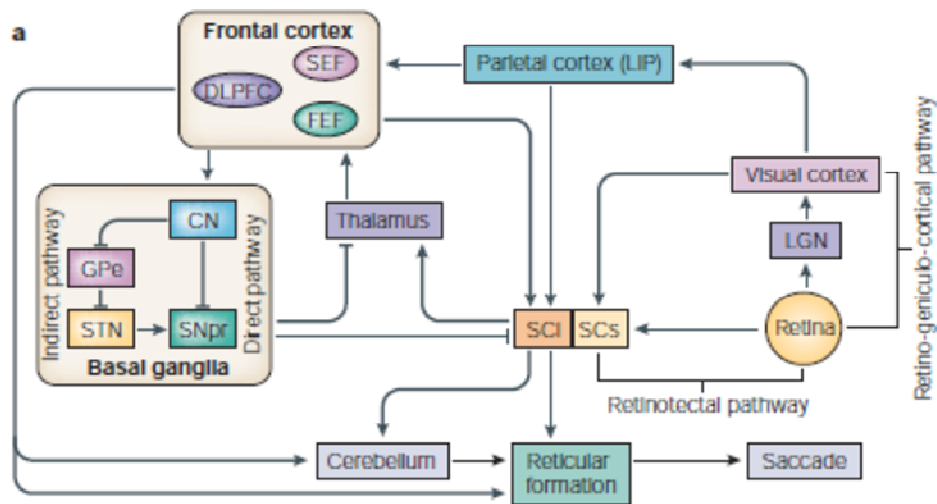


Figure 2.16. Circuits impliqués dans la production des saccades. Source : Munoz et Everling (2004)

Le **cortex préfrontal dorsolatéral** (*DorsoLateral Prefrontal Cortex*) est impliqué dans l'inhibition des saccades réflexives. Lorsqu'une saccade est inhibée et retardée, c'est-à-dire planifiée mais non immédiatement exécutée, c'est le cortex préfrontal dorsolatéral qui permettrait le stockage à court terme des informations spatiales pertinentes (position de la cible par exemple). Egalement, quand une réponse est prédite vers une localisation spécifique (avant l'apparition de la cible), c'est encore le cortex préfrontal dorsolatéral qui semblerait être impliqué.

Le **champ oculomoteur supplémentaire** (*Supplementary Eye Field*) est impliqué dans la préparation de programmes moteurs déjà appris, c'est à dire dans la planification et l'exécution de séquences de saccades préalablement initiées. Le champ oculomoteur supplémentaire rentre également en jeu lors des changements de consignes au cours de l'exécution d'une tâche.

Le **champ oculomoteur frontal** (*Frontal Eye Field*) a principalement pour objectif de déclencher des saccades volontaires via des projections vers le colliculus supérieur. Il semblerait que le champ oculomoteur frontal et le colliculus supérieur soient complémentaires dans le contrôle des saccades et que ces structures soient capables de compenser partiellement la perte de l'autre. Tout comme le colliculus supérieur, le champ oculomoteur frontal comporte une carte de saillance au sein de laquelle s'établirait un codage spatial du mouvement saccadique. Ainsi, lorsque l'on applique une micro stimulation au sein du champ oculomoteur frontal, une saccade est produite et cette saccade serait le résultat de l'activité d'une sous-population spécifique du champ oculomoteur frontal qui déchargerait

spécifiquement avant mais également pendant la saccade (Bruce & Goldberg, 1985 ;Hanes & Schall, 1996). De plus ces neurones, dont l'activité est liée à la préparation et à l'exécution d'un mouvement saccadique, innerveraient le colliculus supérieur, comme montré à la Figure 2.16. Il est aussi à noter que la stimulation simultanée de deux régions du champ oculomoteur frontal entraîne l'exécution d'une saccade vers une position intermédiaire entre les deux positions codées par les sites stimulés (Robinson & Fuchs, 1969); un moyennage saccadique peut donc être observé aussi au niveau cortical (voir Section 3.2.1.1, pour le même phénomène au niveau du colliculus supérieur).

Le **cortex pariétal** évalue les différentes données en provenance de la rétine comme la position du corps et de la cible dans l'espace visuel. Il produit ainsi des modèles internes du mouvement à effectuer, en amont des cortex prémoteur et moteur. L'une des régions du cortex pariétal, **l'aire intra-pariétale latérale** (LIP) a été beaucoup étudiée car les neurones de cette aire pariétale sont capables de coder des signaux multiples. Ainsi ces neurones ont des réponses visuelles qui se modifient suivant les conditions d'attention mais ont également des réponses associées à l'activation motrice au moment de l'exécution des saccades. L'aire intra-pariétale latérale comporte une représentation du champ rétinien dans sa globalité. Elle joue de ce fait un rôle important dans la planification du déplacement de l'attention vers une position périphérique, du déplacement des yeux vers cette position, et son activité pourrait participer au désengagement de l'attention du point de fixation. Par ailleurs, l'aire intra-pariétale latérale entrerait en jeu lors de l'exécution de saccades mémorisée ; elle est donc supposée avoir un lien avec la mémoire de travail. Les neurones de cette aire, commenceraient à répondre dès lors que la cible est présentée, puis resteraient actifs même lorsque le stimulus n'est plus présent. Les neurones de l'aire intra-pariétale latérale semblent donc garder une trace mnésique de la position de la cible (Colby & Duhamel 1991).

3. Les propriétés des saccades : données comportementales

L'étude des mécanismes sous-jacents à la programmation saccadique a fait l'objet d'un grand nombre de recherches comportementales chez l'homme et le primate non humain, la plupart faisant le parallèle avec les données neurophysiologiques. Les expériences reposant sur la visée de cibles isolées, la visée de cibles en contexte visuel, et la réalisation de séquences de saccades simples informent sur les propriétés spatiales (métrique, trajectoire) et temporelles (latence) des saccades et les mécanismes sous-jacents. Toutefois, elles soulèvent un certain nombre de questions encore non résolues, comme nous allons le voir. Cette revue est centrée en priorité sur les mécanismes liés à la programmation saccadique qui sont pertinents pour notre étude ; plusieurs des travaux publiés, notamment ceux relatifs à la recherche visuelle ne seront donc pas présentés ici.

3.1 Visée d'une cible isolée

3.1.1. La métrique des saccades

3.1.1.1. Effets des facteurs visuels

Les saccades horizontales

Les propriétés spatiales des saccades ont été étudiées à l'aide de paradigmes simples, dans lesquels un objet cible unique était présenté en vision périphérique ; les participants avaient le plus souvent pour tâche de déplacer leur regard le plus rapidement et le plus précisément possible vers la cible. Celles-ci dépendent en grande partie de facteurs visuels, dont notamment l'excentricité des stimuli.

De façon générale, lorsque l'on présente une cible seule en périphérie, la première saccade est rarement parfaitement précise, et est très souvent suivie d'un mouvement correctif dont le but est d'amener le centre de la fovéa sur la cible ; ces corrections sont soit lentes, telles que les « glissades », soit rapides, telles que les « saccades correctives ». Fréquemment, l'on observe une sous-visée de la cible d'environ 10% de son excentricité (pour une revue voir Becker, 1989). Cette sous-visée a été envisagée comme étant une stratégie d'économie du système. Il serait moins coûteux pour le système de sous-viser la cible, puis de faire un mouvement correctif dans la même direction plutôt que de sur-viser la cible et réaliser un

mouvement correctif dans une direction opposée. En contrepartie, il a été envisagé que la précision des saccades lors de la visée de cible unique serait dépendante de la gamme des excentricités possibles de la cible dans un bloc d'essais; on parle dans ce cas d'un « effet de gamme » (*range effect*). Dans l'étude réalisée par Kapoula (1985), les participants avaient pour tâche d'aller fixer une cible présentée à une excentricité variable en périphérie, afin de réaliser ensuite une tâche perceptive sur la cible. La gamme des excentricités possibles de la cible était variable d'un bloc d'essais à l'autre : (1) 2.7, 4.4, 6.1, 7.8 et 9.5° et (2) 7, 10.9, 14.7, 18.3 et 21.9°. Au sein de chaque bloc, les saccades avaient tendance à sur-viser les cibles proches et sous-viser les cibles excentrées. Etant donné que les deux excentricités les plus grandes d'une gamme étaient les plus petites d'une autre, cela suggère en fait que la précision des saccades était adaptée à la gamme d'excentricités possibles. En d'autres termes, les participants tendaient à diriger leur regard vers le centre de la gamme, ce qui les amenait à fixer précisément les cibles se trouvant au centre de la gamme, mais les entraînait aussi à sur- ou sous-viser les cibles moins et plus excentrées.

Toutefois, cet effet de gamme est assez controversé car de nombreuses études ont échoué à retrouver un tel effet. Par exemple, dans son étude de 1982, Findlay ne rapporte pas d'effet de gamme, et de plus, il a observé que pour des cibles présentées à 1°, les saccades étaient dirigées précisément à la position de la cible, alors que l'effet de gamme aurait prédit une sur-visée dans ce cas. Récemment, Nuthmann, Vitu, Kliegl et Engbert (en préparation) ont essayé de reproduire l'effet de gamme observé par Kapoula (1985). Même en augmentant le nombre de participants et le nombre d'essais, réduisant ainsi les facteurs liés à la variabilité inter et intra-individuelle, ils n'ont pas observé d'effet de gamme. De façon générale, les yeux atterrissaient de manière précise sur la cible présentée en périphérie, avec une faible proportion de sous-visée sauf pour les excentricités les plus grandes (15° et 17.5°) où la sous-visée était plus importante et généralement suivie d'une saccade corrective.

Plusieurs autres études ont suggéré que l'on peut observer des différences quant à la position d'atterrissage de la saccade en fonction des propriétés visuelles de la cible, tel que son excentricité ou sa taille ou même la tâche à réaliser, bien que les données n'aillent pas toutes dans le même sens. Findlay (1982) n'a pas observé de réel effet de la taille sur la précision des saccades dans l'une de ses conditions où la cible apparaissait de façon isolée, mais l'on peut se demander si cette absence d'effet n'était pas due à la petite taille des stimuli (0.14° et 0.42° de côté). Dans leur étude, Kowler et Blaser (1995) ont présenté à leurs participants une cible de taille variable (un point, un cercle ou quatre points arrangés en

losange, de 1, 2, 3 et 4° de diamètre) à différentes excentricités (3.8, 3.9, 4, 4.1 et 4.2°). Les participants devaient réaliser une saccade vers la cible le plus précisément possible, et pour cela, ils pouvaient prendre le temps qu'ils souhaitaient avant de bouger leurs yeux. Les saccades avaient tendance à atterrir de façon relativement précise sur la cible lorsqu'il s'agissait d'un point, avec une déviation en moyenne de l'ordre de 0.05°, et sans aucune tendance suggérant un effet de gamme (Kapoula, 1985). Les saccades vers les formes n'amenaient pas les yeux systématiquement en leur centre, mais de manière générale, l'amplitude des saccades était adaptée à l'excentricité et la taille des cibles, suggérant donc que le contour des formes était pris en compte. Il est à noter que la variabilité des positions d'atterrissage était relativement faible quelle que soit la taille de la cible, à l'exception de la plus grande taille qui était accompagnée d'une plus grande variabilité.

Dans l'expérience réalisée par Ploner, Ostendorf et Dick (2004), les participants avaient pour tâche de viser une cible, un cercle rouge de diamètre variable (1°, 5° ou 10°), présentée à une excentricité variable (5°, 7.5°, 10°, 12.5° ou 15°) par rapport au point de fixation. Les résultats reposant sur la mesure du gain (c'est-à-dire le rapport entre l'amplitude de la saccade et l'excentricité de la cible), ont révélé que les saccades tendaient en moyenne à sous-viser légèrement le centre de la cible, et que cette sous-visée augmentait linéairement avec la taille de la cible. Cet effet était de plus accompagné d'une augmentation de la variabilité de l'amplitude des saccades ; la distribution de l'amplitude des saccades était plus étalée lors de la présentation de cibles de plus grand diamètre, ce qui n'était pas en accord avec les données de Kowler et Blaser (1995). Par ailleurs, quelle que soit la taille du stimulus, les yeux atterrissaient dans la zone centrale de la forme, et par conséquent ne fixaient pas ses bords.

A l'inverse, d'autres études ont suggéré que ce sont principalement les bords des stimuli plutôt que la forme entière qui seraient traités. Findlay, Brogan et Wenban-Smith, (1993) ont présenté des cibles (des carrés) de différentes tailles (de 4° à 12° de côté), placées à 2° ou 4° d'excentricité par rapport au point de fixation. Ils ont observé que lorsque les cibles étaient présentées à 4° d'excentricité, la saccade avait tendance à être dirigée vers le bord le plus proche. Dans la condition où la cible était présentée à 2°, la saccade avait tendance à atterrir au milieu de la cible. Selon les auteurs, les bords, qu'ils soient proches ou éloignés, participeraient au calcul de l'amplitude de la saccade.

Ces résultats sont en accord avec l'hypothèse selon laquelle la métrique d'une saccade serait basée sur des processus d'intégration spatiale au sein du colliculus supérieur ; nous

reviendrons sur ces mécanismes dans la partie sur la visée de cibles en contexte visuel (Section 3.2 ; voir aussi Section 2.2.3.2).

Les saccades obliques et verticales

Les recherches sur la visée de cibles isolées se sont beaucoup focalisées sur la production de saccades purement horizontales. Lors de la production des saccades horizontales, les yeux se déplacent sur un seul et même axe, une seule composante entre en jeu, et il est donc plus aisé de rendre compte des mécanismes sous jacents. Lors de saccades obliques ou verticales, les composantes horizontale et verticale entrent en jeu. De fait, lorsque l'on doit réaliser des saccades obliques ou verticales, on observe une courbure de la trajectoire des saccades, qui se fait généralement en faveur de l'axe horizontal (voir Figure 3.1).

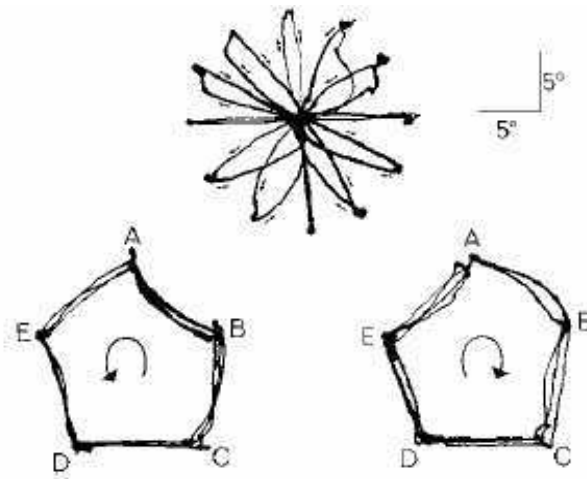


Figure 3.1 Trajectoire des saccades oculaires lors de saccades réalisées sur différents axes (horizontal, vertical et oblique). Résultats obtenus par Viviani, Berthoz et Tracey, 1977 Source : Findlay et Gilchrist (2003)

De plus, il apparaît que les saccades verticales seraient moins précises que les saccades horizontales (Collewyn, Erkelens & Steinman, 1988 ; Deubel, 1987). Pour des cibles dont l'excentricité dépasse les 10°, les saccades réalisées vers la partie supérieure du champ visuel auraient tendance à sous-viser la cible, tandis que les saccades réalisées vers la partie inférieure auraient tendance à sur-viser la cible (Figure 3.2). Il semblerait donc que la programmation sous jacente à la visée de cibles vers la partie haute du champ visuel soit moins bonne, plus sensible au bruit que celle impliquée dans la visée de cibles vers le champ visuel bas. Des différences entre champ visuel supérieur et inférieur ont été observées dans d'autres études menées plus particulièrement dans des tâches perceptives liées au facteur de

sélection attentionnelle. Ces recherches ont montré que le champ visuel bas bénéficie de processus plus fins que le champ visuel haut (He, Cavanagh & Intriligator, 1997; Intriligator & Cavanagh, 2001). Plusieurs hypothèses ont été avancées pour rendre compte de cette différence entre champs visuels haut et bas, dont certaines liées directement au système visuel. En effet, le champ visuel bas est représenté au niveau de la partie haute du cortex visuel primaire, qui est plus proche et qui se projette plus directement sur les régions pariétales et occipitales qui pour les premières sont réputées comme étant liées au contrôle de l'attention spatiale.

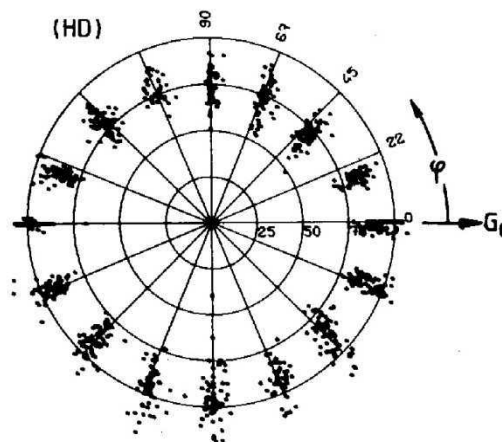


Fig. 3.2 Exemple de points d'atterrissage de l'œil lors de saccades dirigées vers une cible présentée dans différentes directions. Source : Deubel, 1987

Enfin, les données de Deubel (1987) montrent que la programmation de la direction d'une saccade serait moins bruitée que la programmation de son amplitude : les saccades sont plus précises en terme de direction qu'en terme d'amplitude. C'est ce que l'on peut observer sur la figure 3.2, les saccades sont correctement dirigées sur les axes de présentation de la cible, mais l'on note de nombreuses sous-visées de la cible, notamment lors de saccades dirigées vers le haut ou sur l'axe horizontal.

3.1.1.2 Effets des facteurs endogènes

Les tâches de visée d'une cible visuelle isolée ne révèlent pas d'effet majeur des facteurs endogènes sur la précision des saccades. He et Kowler (1989) ont manipulé la probabilité de la position d'une cible à droite ou à gauche de l'axe vertical lorsqu'elle était présentée simultanément avec un distracteur en comparaison avec une condition contrôle où

elle était présentée seule. La fréquence à laquelle la cible pouvait apparaître à droite était de 20%, 50% ou 80% des essais. Deux conditions expérimentales étaient testées, soit une condition symétrique, lorsque le distracteur était présenté du côté opposé à la cible, soit une condition asymétrique lorsqu'il était présenté sur l'axe vertical. Dans la condition contrôle qui nous intéresse ici, c'est-à-dire lorsque la cible était présentée seule, les auteurs n'ont observé aucun effet lié à la fréquence d'apparition de la cible en faveur d'un côté plutôt que d'un autre, la direction de la saccade était toujours fidèle à la direction de la cible. Nous reviendrons ci-dessous sur les résultats obtenus lorsque la cible était présentée avec un distracteur (Section 3.2.1 et Chapitre 4).

L'effet des facteurs endogènes se reflète essentiellement dans des conditions où l'on demande explicitement au sujet de viser précisément la cible sans contrainte de rapidité (Findlay & Kapoula, 1992) ; toutefois, cela entraîne systématiquement une augmentation de la latence des saccades (Findlay & Kapoula, 1992 ; Coeffe & O'Regan, 1987). Les facteurs endogènes semblent jouer un rôle plus important dans la détermination de la métrique des saccades dirigées vers une cible non visuelle, comme dans les tâches d'anti-saccades (Hallett, 1978; Hallett & Adams, 1980). Dans cette tâche le participant doit réaliser une saccade vers une position dans l'espace visuel situé du côté opposé à la cible visuelle. Par exemple, si la cible est présentée du côté droit du point de fixation, la réponse correcte à fournir est une saccade vers la gauche à l'emplacement miroir de la cible présentée à droite. La proportion d'erreurs, c'est-à-dire le taux de pro-saccades réalisées, tend à décroître avec le nombre de répétitions de la tâche, à hauteur d'environ 20%, mais avec une variabilité inter-individuelle assez importante. Krappmann, Everling et Flohr (1998) ont mené une étude dans laquelle les participants devaient effectuer une anti-saccade dans huit directions différentes. Ils ont observé que la variabilité des positions d'atterrissage de l'œil était élevée bien que le nombre d'erreurs était relativement le même pour les différentes directions.

De nombreuses études ont montré que les saccades mémorisées (*memory-guided saccade*) ont des propriétés spatiales semblables aux anti-saccades, à savoir une première saccade dirigée vers une position erronée suivie d'une saccade corrective. Bien que, dans certaines conditions, les saccades réalisées vers une position précédemment mémorisée soient étonnement précises (Israel, 1992; Karn, Moller & Hayhoe, 1997), elles présentent, de façon générale une tendance à être hypométriques, plus que les saccades visuellement guidées (Gnadt, Bracewell & Andersen, 1991) et cette tendance est encore plus importante dans le cas de saccades verticales (White, Sparks & Stanford, 1994). Dans une étude menée en 1992,

Hayhoe et ses collaborateurs (Hayhoe, Lachter & Moeller, 1992) ont présenté à leurs participants deux cibles flashées brièvement. Ensuite, les cibles étaient éteintes, puis, l'une des deux était rallumée. Le participant devait alors faire une saccade vers la cible allumée. Si la position de la cible pour la saccade variait légèrement entre les deux allumages, les participants réalisaient une saccade légèrement biaisée vers la nouvelle position de la cible, c'est-à-dire une saccade entre la position mémorisée et la nouvelle position. Hayhoe et ses collaborateurs en ont conclu que lorsque des informations exogènes (la nouvelle position de la cible) et des informations endogènes (la position mémorisée) sont en discordance, la saccade effectuée résultera de la combinaison de ces deux types d'information.

3.1.2 La latence des saccades

3.1.2.1 Effet des facteurs visuels

Comme nous venons de le voir, les propriétés des cibles peuvent influencer la précision et l'amplitude des saccades. Un certain nombre d'études se sont également intéressées à l'effet des propriétés des cibles sur la latence des saccades. Les attributs visuels tels que la couleur, la forme et le mouvement sont traités par différentes aires corticales, voir même par différents substrats neuronaux, ce qui pourrait expliquer les différences de latence observées lorsque l'on manipule ces attributs. L'un des premiers paramètres à jouer sur la latence des saccades est la luminance de la cible présentée. Il a été observé que plus la cible avait un contraste de luminance élevé, plus la latence avait tendance à être raccourcie et ainsi plus la saccade était générée rapidement (Kalesnykas & Hallett, 1994 ; Ludwig, Gilchrist & McSorley, 2004 ; White, Kerzel & Gegenfurtner ; Born & Kerzel, 2011). Cet effet lié à la luminance peut être expliqué par le fait que les cellules des couches motrices intermédiaires du colliculus supérieur répondent plus rapidement à ces stimuli de luminance élevée par rapport à des stimuli de faible luminance (Ludwig, Gilchrist & McSorley, 2005 ; Bell, Meredith, Van Opstal & Munoz, 2006). La fréquence spatiale de la cible aurait également un effet sur la latence des saccades ; les cibles ayant une fréquence spatiale élevée seraient fixées après de plus longues latences que les cibles ayant une fréquence spatiale basse (Findlay et al., 1993 ; Ludwig et al., 2004).

Comme la métrique, la latence des saccades montre des variations en fonction de l'excentricité de la cible ; la relation se décrit par une fonction curviligne. Pour des saccades de petite amplitude (inférieures à 1°) ainsi que pour des saccades de grande amplitude (plus de 15°) la latence des saccades est augmentée, tandis que pour des saccades de moyenne

amplitude, les variations de latence sont très faibles (pour des revues voir Findlay & Walker, 1999 ; Kowler, 1990). Cette observation a été réalisée par Kalesnykas et Hallet (1994) qui précisent qu'en deçà de $.75^\circ$ et au-delà de 12° , la latence avait tendance à augmenter, mais qu'entre ces deux valeurs, elle formait un plateau (fonction en forme de « cuvette », voir Figure 3.3). Ils ont mené plusieurs études afin de contrôler les résultats obtenus dans l'expérience princeps et ont toujours observé cet effet de cuvette, mais surtout, le pic observé lors de la présentation d'un stimulus proche de la fovéa était présent quelle que soit sa luminance ou sa couleur.

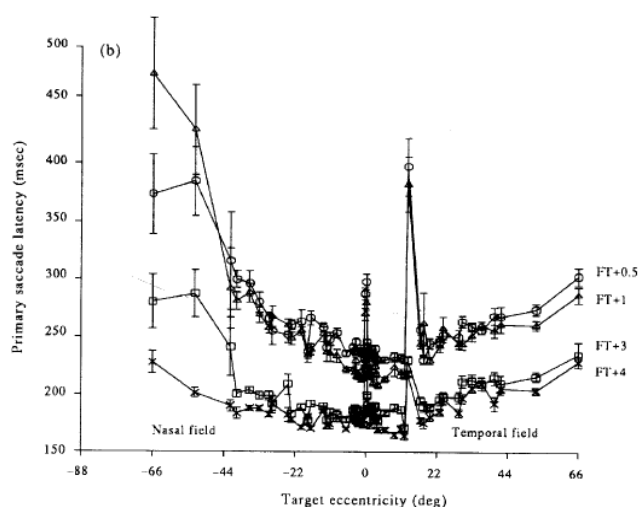


Figure 3.3 Latence moyenne de la saccade initiale réalisée vers une cible en fonction de son excentricité et de l'intensité lumineuse de la cible, exprimée en multiples du seuil de détection en fovea (FT = seuil de luminance). Source : Kalesnykas et Hallet (1994)

En 2007, Dafoe, Armstrong et Munoz, ont examiné les influences de l'excentricité et de la direction d'une cible sur la latence et les erreurs de directions des saccades dans le cas de pro-saccades et d'anti-saccades. La cible était présentée à cinq excentricités différentes ($.5^\circ$, 1° , 2° , 4° , 8°) et sur huit axes différents par rapport au point de fixation (0° , 45° , 90° , 135° , 180° , 225° , 270° , 315°). Pour une excentricité de $.5^\circ$, les erreurs de direction étaient beaucoup plus importantes pour les pro-saccades que les anti-saccades et dans de nombreux cas aucune saccade n'était effectuée. Pour les cibles présentées entre 1 et 8° , la latence ne variait pas en fonction de l'excentricité, mais elle était plus courte pour les saccades horizontales en comparaison avec les saccades verticales, tout comme Goldring et Fischer (1997) l'avaient observé auparavant. Les pro-saccades dirigées vers la partie supérieure du champ visuel avaient aussi une latence plus courte que celles dirigées vers le bas ; cela n'était pas le cas pour les anti-saccades qui tendaient seulement à montrer l'effet inverse dans le cas des cibles

présentées à une excentricité de 1°. De façon intéressante, les erreurs de direction pour les anti-saccades étaient prépondérantes vers les directions haute et droite, pour lesquelles la latence des pro-saccades était la plus courte. Selon Dafoe, et al. (2007), le fait que les saccades horizontales soient déclenchées plus rapidement serait le reflet de la prépondérance de l'axe horizontal dans notre quotidien, lié notamment aux tâches de lecture.

Concernant l'effet de la taille de la cible sur la latence des saccades, elle reste sujette à questionnement. Dans l'expérience de Ploner et al. (2004), la cible de diamètre variable (1°, 5° ou 10°) était présentée à cinq excentricités différentes (5°, 7.5°, 10°, 12.5° ou 15°) par rapport au point de fixation. Les résultats ont montré une augmentation de la latence lorsque la cible était de grande taille et qu'elle couvrait la région parafovéale. Selon ces auteurs, l'augmentation de la latence dans ces cas précis serait compatible avec la distinction entre neurones de fixation et neurones de mouvement. Une plus grande cible activerait une plus grande proportion des neurones de la partie rostrale du colliculus supérieur, qui sont supposés décharger durant la fixation (Munoz & Wurtz, 1992, 1993 a, 1993b, voir aussi Section 2.2). Cela renforcerait l'activité de fixation et retarderait en retour le départ de la saccade. Il est important de noter que la même explication peut s'appliquer à l'augmentation des latences des saccades réalisées vers des cibles peu excentrées (voir ci-dessus ; Findlay & Walker, 1999). De plus, comme nous le verrons à la Section 3.2.2, une interprétation similaire est proposée pour l'effet des distracteurs éloignés (Walker, et al., 1997).

Dans leur étude Kowler et Blaser (1985) ont également fait varier la taille d'une cible périphérique (voir Section 3.1.1.1), et ont observé que la latence n'était pas modifiée en fonction de la taille de la cible. Toutefois, en moyenne, la latence observée dans la tâche de Kowler et Blaser était relativement longue (supérieure à 220ms et jusqu'à 350ms), ce qui pourrait expliquer l'absence d'effet de la taille. Qui plus est, le participant était explicitement informé qu'il pouvait prendre le temps qu'il souhaitait pour programmer la saccade, cela afin d'être sûr que la précision soit maximale. Toutefois, l'on peut noter la latence tendait à être légèrement plus longue lorsque la cible était un simple point, sans doute car il est plus difficile de s'assurer que les yeux vont se positionner correctement sur une très petite surface que sur une surface plus large clairement délimitée par des bords.

3.1.2.2 L'effet du « gap » et des « offset / onset » visuels

La manipulation de la stimulation fovéale dans des situations de visée de cible isolée a fait l'objet d'un grand nombre d'études et renseigne à la fois sur le rôle des facteurs exogènes et des facteurs endogènes. L'une des manipulations classiques porte sur la présence vs.

l'absence du stimulus de fixation initial et du moment auquel il apparaît/disparaît par rapport à la cible. Cette manipulation a été réalisée en premier par Saslow (1967) qui a fait le constat suivant : dans certaines conditions, la disparition anticipée du stimulus de fixation peut influencer la programmation des saccades à venir. Il a ainsi fait varier le moment entre l'apparition de la cible et la disparition du point de fixation de deux manières, soit (1) le point de fixation disparaissait avec un certain délai avant l'apparition de la cible périphérique (*gap*) ou alors (2) le point de fixation restait affiché alors même que la cible apparaissait à différents moments (*overlap*) (Figure 3.2). Les résultats observés font état d'une latence plus courte dans les conditions de *gap* et d'une latence plus longue dans les conditions d'*overlap*, comparativement à une condition *step* (également appelée *gap 0*) dans laquelle la cible apparaissait simultanément à la disparition du point de fixation. L'effet du *gap* a été répliqué dans de nombreuses situations expérimentales, et comme montré par Fischer et son équipe, cet effet s'accompagne souvent de distributions de latences bimodales ; le premier pic correspond aux saccades express (pour des revues voir Findlay & Walker, 1999 ; Fischer & Weber, 1993).

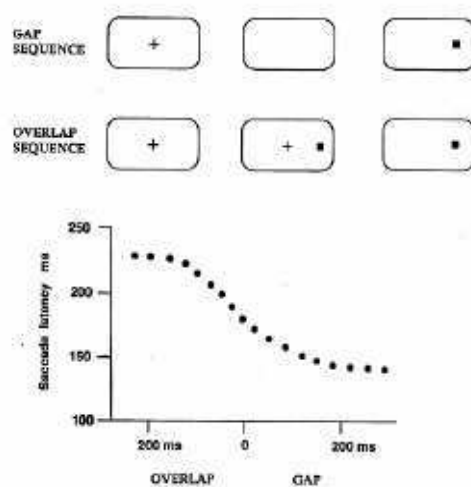


Figure 3.4 Paradigme du *gap* et de l'*overlap* et représentation schématique des résultats classiquement observés sur la latence. Source : Findlay et Gilchrist (2003)

De nombreuses et différentes interprétations ont été proposées pour rendre compte de la réduction des latences dans le paradigme *gap*. On a d'abord évoqué un désengagement de l'attention pendant la durée séparant la disparition du point de fixation et l'apparition de la cible, qui permettrait un déplacement anticipé de l'attention vers la périphérie et faciliterait donc un déclenchement plus précoce de la saccade (Fischer et al., 1993). Cette interprétation a

toutefois été remise en question par Walker, Kentridge et Findlay (1995). Dans une série d'études, ils ont examiné les effets des facteurs endogènes liés à l'attention sur la latence des saccades. Dans leurs expériences un indice sonore était donné avant l'apparition de la cible, cet indice pouvait être congruent ou incongruent avec la position de la cible, ou totalement neutre. La cible pouvait être présentée seule, ou accompagnée d'une autre cible à une position miroir. Les auteurs ont fait varier le moment d'apparition de la cible et le moment de disparition du point de fixation en utilisant soit un *overlap*, soit un *gap*. Les résultats ont montré une augmentation importante de la latence des saccades lorsque l'indice était incongruent et une facilitation, bien que faible, lorsque l'indice était congruent. L'utilisation d'un *gap* a produit une facilitation généralisée, les saccades étaient produites plus rapidement, mais cette facilitation n'a pas été modifiée par l'orientation préalable de l'attention visuelle. C'est-à-dire que l'ampleur de l'effet du *gap* était similaire quelle que soit la condition liée à l'orientation attentionnelle. Ces résultats suggèrent donc que l'effet du *gap* peut être dû à un désengagement moteur, ou à un effet de signal d'avertissement, plutôt qu'à un désengagement préalable de l'attention visuelle.

Ainsi, à l'heure actuelle, on évoque donc plutôt un désengagement de la fixation pour expliquer l'effet du *gap*; la disparition du point de fixation résoudrait la compétition entre la tendance à aller vers la cible et la tendance à rester sur le point de fixation (Kingstone & Klein, 1993, Pratt, Lajonchere & Abrams, 2006). Il y a plusieurs arguments favorables à cette hypothèse. Premièrement, il a été montré qu'il existerait une zone morte (*deadzone*) pour les saccades express. Weber, Aiple, Fischer et Latanov (1992) ont montré que les saccades express, c'est-à-dire les saccades présentant une latence très courte, étaient plus susceptibles d'être observées quand la cible était présentée à une excentricité de 4° que lorsqu'elle apparaissait plus près de la fixation ; les saccades express étaient quasiment absentes pour des cibles présentées à une excentricité inférieure à 1.5°.

D'autre part, des enregistrements au niveau du colliculus supérieur ont montré que les neurones de fixation (voir Section 2.2.3.2) présentaient une baisse de leur activité entre le moment où le point de fixation disparaissait et le moment où la cible apparaissait, alors que l'activité des neurones « *build-up* » augmentait de façon réciproque (Dorris, Pare & Munoz, 1997). De plus, les neurones codant pour la position de la cible montraient une augmentation de leur activité de façon anticipée, mais préférentiellement lorsque la cible apparaissait toujours au même endroit (Dorris & Munoz, 1998). Ces résultats suggèrent que l'effet du *gap* résulte bien d'un désengagement précoce de la fixation de par la disparition du point de

fixation, mais qu'il résulte aussi d'une préparation motrice avancée pendant le temps où aucune stimulation n'est affichée, c'est-à-dire durant la phase de *gap*. Cette préparation en amont du mouvement saccadique comprend :

(1) une préparation spatiale, avec les coordonnées des cibles potentielles déjà prises en compte pendant le *gap*, comme l'ont proposé Rolfs et Vitu (2007). Ces auteurs ont observé que plus le nombre de positions possibles de la cible augmentait (2, 4 ou 8), plus les latences étaient longues et plus l'effet du *gap* avait tendance à diminuer. De plus, dans ces conditions, l'effet sur la latence d'un changement abrupte de luminance (*onset*) à la position de la cible était uniquement conditionné par la prédictibilité de la position de la cible, tandis que dans la condition d'*overlap*, cet *onset* jouait un rôle critique sur le déclenchement de la saccade quelle que soit la condition de prédictibilité de la cible. Leurs résultats sont en accord avec l'hypothèse d'une préparation motrice anticipée ; les saccades dans une tâche de *gap* sont préparées avant que la cible n'apparaisse, et cela est renforcé lorsque la position de la cible est prédictible.

(2) une préparation temporelle, comme si le système était en état d'alerte induit par le signal d'avertissement généré par l'extinction du point de fixation (Ross & Ross, 1980 ; Findlay & Walker, 1999).

Cette hypothèse double (spatio-temporelle) est confortée par les données de Ross et Ross (1980). Ces auteurs ont utilisé trois types de manipulations en fovéa : un *onset* (présentation abrupte d'un stimulus visuel saillant), un *offset* (disparition abrupte du stimulus fovéal) et un changement (le stimulus fovéal initial était remplacé par un autre), avant ou après la présentation de la cible. Dans une condition contrôle, aucun événement ne précédait ou ne suivait l'apparition de la cible. Les résultats obtenus montrent une latence plus courte lorsque la manipulation, quelle qu'elle soit (*onset*, *offset*, ou changement), a lieu avant l'apparition de la cible, par rapport à la condition contrôle. Les auteurs ont proposé que l'évènement serait traité comme un signal d'alarme indiquant la nécessité de faire une saccade. Néanmoins, un « *offset* » a un effet facilitateur uniquement lorsqu'il survient avant ou simultanément à l'apparition de la cible, alors qu'un « *onset* » ou un changement fovéal crée une interférence dans ce cas, soit un allongement de la latence. Ainsi, le stimulus fovéal agirait comme un distracteur et retarderait le départ de la saccade vers la cible. L'augmentation de la latence serait vraisemblablement liée à une augmentation de l'activité du système de fixation (Dorris & Munoz, 1995, Munoz et Wurtz, 1993 a et b) qui inhiberait le

déclenchement de la saccade (voir l'effet des distracteurs éloignés décrit dans la Section 3.2.2.).

Il reste néanmoins certains résultats qui ne semblent pouvoir s'expliquer ni en termes de désengagement du système de fixation, ni par des processus d'alerte temporelle et/ou spatiale. Goldring et Fischer (1997) ont étudié la latence des saccades verticales lors de tâches de pro-saccades et d'anti-saccades en introduisant un paramètre de *gap* et d'*overlap*. Dans la situation de *gap*, le point de fixation disparaissait 200 ms avant l'apparition de la cible, tandis que durant la tâche d'*overlap*, le point de fixation restait allumé durant toute la durée de présentation de la cible. Dans la tâche de pro-saccade et en condition d'*overlap*, les latences étaient plus courtes lorsque les saccades devaient être réalisées vers le haut plutôt que vers le bas. L'introduction d'un *gap* a bien entendu réduit les latences des saccades, et cette réduction était plus importante pour les saccades dirigées vers le bas. La différence entre saccades dirigées vers le haut et vers le bas était plus importante dans la condition d'*overlap* que de *gap*. De plus, dans le cas de la tâche d'anti-saccade, la différence entre haut et bas était fortement réduite. Les auteurs ont comparé ces résultats avec des saccades réalisées dans les mêmes conditions mais sur l'axe horizontal. Ils ont remarqué que les latences des saccades horizontales étaient beaucoup plus courtes et qu'il y avait plus de saccades express également. Ces auteurs ont conclu que les différentes parties du champ visuel (haut/bas et latéral) sont organisées de façon différente. Les précédentes explications de l'effet du *gap* en termes de désengagement du système de fixation (Fischer & Weber, 1997) et de signal d'alerte provoqué par la disparition du point de fixation ne peuvent expliquer ces variations de l'effet en fonction de la direction des saccades. Selon Goldring et Fischer (1997), il y aurait en effet un désengagement de la fixation, ne serait-ce que pour initier la saccade, et ce mécanisme non directionnel serait couplé à un autre mécanisme lié à la sélection spatiale, qui pourrait être de type plus attentionnel que simplement oculomoteur.

3.1.2.3 Effet des facteurs endogènes

Un autre facteur pouvant influencer la latence des saccades est la prédictibilité de la position de la cible. Findlay (1981) a constaté que lorsque la position de la cible était prévisible, cela réduisait la latence des saccades ; il a observé que les latences des saccades vers une position non prévisible pouvaient varier de 170 à 350ms, et que cette gamme était fortement réduite lorsque la position de la cible était prévisible. Cet effet de la prédictibilité de la position de la cible sur la latence a également été observé dans des paradigmes de *gap*.

Certaines données issues de la neurophysiologie ont par ailleurs montré que la prévisibilité de la position de la cible influencerait le niveau d'activité des neurones moteurs de la couche intermédiaire du colliculus supérieur (Dorris & Munoz, 1998). Lorsque la prévisibilité de la position de la cible est maximale, les cellules codant pour la position de la cible sont pré-activées avant même que la cible n'apparaisse (Basso & Wurtz, 1998), permettant ainsi un déclenchement plus rapide de la saccade.

D'autres facteurs tels que l'orientation attentionnelle peuvent également avoir un effet sur le déclenchement d'une saccade, et donc influencer sur la latence. Dans leur expérience, Walker et al. (1995) ont observé que dans la condition contrôle, c'est-à-dire lorsque la cible était présentée seule, la saccade était déclenchée plus rapidement lorsque l'indice précédant l'apparition de la cible était congruent avec la position de la cible que lorsqu'il était neutre.

Une autre façon d'observer les effets des facteurs endogènes sur la production des saccades est de manipuler le nombre de positions possibles de la cible (manipulation utilisée par Rolfs et Vitu (2007), et explicitée précédemment, Section 3.1.2.2). Il y a toutefois un débat concernant l'effet du nombre de positions possibles des stimuli sur la latence des saccades. Kowler (1990) dans sa revue de questions sur le rôle des processus cognitifs sur les propriétés des saccades rapporte que Hackman, en 1940, a observé que la latence des saccades avait tendance à être plus courte lorsque les participants savaient à l'avance à quelle position parmi huit possibles, la cible allait apparaître. Michard, Têtard et Lévy-Schoen (1974) ont observé que lorsque la cible pouvait apparaître à deux positions possibles, la latence était plus courte que lorsqu'elle pouvait apparaître à quatre positions possibles. Toutefois, Saslow (1967) a quant à lui observé que la latence ne différait pas selon que la cible puisse apparaître à deux excentricités ou à huit excentricités, et Heywood et Churcher (1980) n'ont également observé aucune différence de latence que le nombre de positions possibles de la cible soit de deux ou de seize.

L'orientation anticipée de l'attention facilite le déclenchement des saccades. Néanmoins, on peut aussi observer des mécanismes d'inhibition liés à l'attention. Un phénomène bien connu est l'Inhibition de Retour (*Inhibition Of Return* - IOR) et, appliqué aux saccades, l'on parlera d'Inhibition de Retour Saccadique (*Inhibition of Saccadic Return* - ISR). L'IOR a été premièrement observée par Posner et Cohen (1984). Ils ont remarqué que la vitesse et la précision avec laquelle un objet est détecté sont améliorées lorsque l'objet est précédé d'un indice valide indiquant sa position, mais que ces effets facilitateurs deviennent inhibiteurs par la suite (Figure 3.5). La facilitation tend à disparaître lorsque l'intervalle

indice-cible est de l'ordre de 300ms. Les temps de réaction pour la condition indice valide deviennent alors plus longs par rapport à la condition indice non-valide pour des intervalles supérieurs à 300ms. Selon ces auteurs, l'indice a pour effet d'orienter l'attention préalablement à l'apparition de la cible, mais uniquement lorsque la cible apparaît suffisamment rapidement après l'indice ; sinon, l'attention est allouée à un autre endroit et la position de la cible est inhibée au moment où elle apparaît. La réorientation de l'attention vers la position préalablement inhibée entraîne un coût temporel se traduisant par des temps de réaction plus lents, par rapport à une condition non-inhibée. Ce phénomène d'IOR prend tout son sens dès lors que l'on sait que notre environnement est beaucoup trop complexe pour que nous puissions traiter intégralement et simultanément toutes les informations qu'il fournit. C'est pourquoi nous devons faire preuve d'attention sélective, et en termes de processus liés à la vision, cette allocation se fait au niveau de la carte saillance.

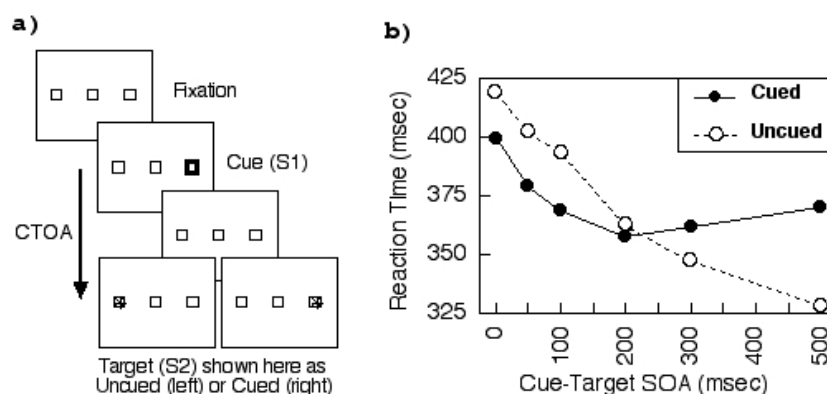


Figure 3.5: a) Paradigme classique utilisé lors de l'étude de l'Inhibition de Retour b) Résultats obtenus dans les études de Posner et Cohen (1984)

Etant donné le couplage étroit entre l'attention et les mouvements saccadiques (Kowler, Anderson, Doshier & Blaser, 1995) il n'est pas surprenant que l'IOR ait également été observé dans des études sur les saccades (Rafal, Egly & Rhodes, 1994). En effet, si l'IOR a un rôle à jouer dans l'efficacité avec laquelle nous explorons l'environnement, il est logique qu'il se manifeste dans les tâches qui impliquent l'exploration active du champ visuel à travers des séquences de saccades. En particulier, on devrait observer un biais dès lors que l'on doit retourner à un emplacement précédemment fixé (Gilchrist & Harvey, 2000). Klein & MacInnes (1999) ont observé que lors d'une tâche de recherche visuelle le temps nécessaire pour initier une saccade à des endroits préalablement fixés était plus long que sur des nouveaux emplacements, comme par exemple lors d'un aller-retour rapide entre cible et point

de fixation. Dans une étude examinant les effets séquentiels liés à la programmation saccadique, Hooge et Frens (2000) ont demandé à leurs participants de réaliser une sorte de balayage d'un ensemble de points organisés selon différentes configurations (Figure 3.6). Par exemple, dans l'une des expériences le point de fixation était tout d'abord présenté au centre, puis était déplacé vers la droite, puis vers la gauche et cela de manière séquentielle (par exemple centre - droite - gauche – droite - centre). Les auteurs ont observé que les durées de fixation étaient constamment prolongées avant une saccade devant retourner à la position de l'un des deux points latéraux. Dans d'autres expériences, Hooge et Frens ont montré que cet effet n'était pas dû à une simple inversion de la direction de la saccade ; l'augmentation de la latence étant liée spatialement à l'emplacement précédemment fixé.

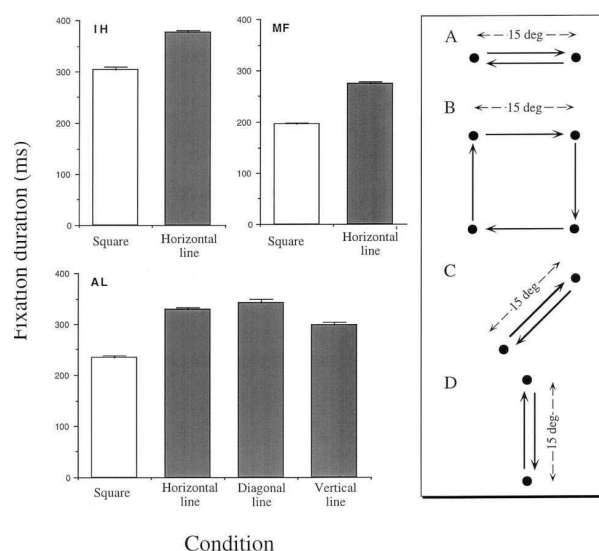


Figure 3.6 A droite sont présentés les quatre configurations possibles (A, B, C et D) proposées par Hooge et Frens (2000) ; les flèches indiquent le sens des saccades à réaliser. A gauche sont présentés les principaux résultats observés.

3.1.2.4 Planification motrice anticipée dans des séquences de saccades

Un paradigme bien connu pour l'étude de la production de séquences de saccades est le paradigme du « double-saut » (*Double Step*) introduit par Becker et Jürgens (1979). Ce paradigme offre la possibilité d'étudier l'effet de la présentation d'un second stimulus tandis que la saccade vers l'emplacement du premier stimulus est en préparation (Findlay & Gilchrist, 2003). En effet, dans cette tâche les deux stimuli ne sont pas présentés simultanément, mais consécutivement et l'on demande au participant de suivre visuellement la cible se déplaçant rapidement d'un point à un autre (voir Figure 3.7). De façon générale, on

observe que les propriétés de la (ou des) saccade(s) réalisée(s) dépendent du temps les deux présentations de la cible, et plus précisément du délai entre le second affichage de la cible et le départ de la première saccade. Si la deuxième présentation de la cible apparaît bien avant la première saccade, alors une seule saccade est réalisée en direction de la seconde position. A l'inverse, si la deuxième présentation de la cible apparaît peu de temps avant la saccade, alors celle-ci est suivie d'une seconde saccade ; les yeux se déplacent donc vers la première position puis la seconde. Cet intervalle de temps est généralement estimé à environ 80ms avant l'initiation des saccades (Findlay & Harris, 1984). Enfin, pour des délais intermédiaires, la seule saccade réalisée a une amplitude intermédiaire, suggérant donc un moyennage des deux positions, soit l'intégration dans une fenêtre temporelle des caractéristiques spatiales des deux positions cibles (Becker & Jürgens, 1979 ; voir Section 3.2.1.1) Pour notre propos concernant les latences, il est intéressant de noter que lorsque deux saccades distinctes sont réalisées, le délai entre la première saccade et la seconde peut dans certains cas être extrêmement rapide. Cela suggère que la préparation de la deuxième saccade a été réalisée avant même que la première saccade n'ait été terminée, d'où l'hypothèse d'une programmation en parallèle des saccades.

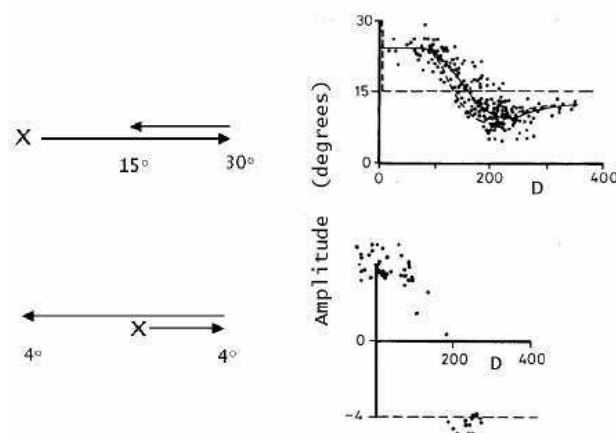


Figure 3.7. A droite est représenté le paradigme classique de double-saut. A gauche, les résultats observés sur l'amplitude de la saccade en fonction du délai séparant les deux apparitions de la cible. Source : Findlay et Gilchrist, 2003*

Walker et McSorley (2006) se sont intéressés à la programmation en parallèle de saccades volontaires et réflexives en utilisant une nouvelle version du paradigme de double-saut. Les participants devaient effectuer une saccade réflexive vers un stimulus présenté en périphérie, puis générer sur la base d'un indice fovéal (flèche) présenté simultanément, une saccade volontaire vers une autre position du champ visuel. Cette condition de type double-

saut était comparée à une condition contrôle où chaque type de saccade (réflexive et volontaire) était réalisé seul. Ils ont observé que la latence de la deuxième saccade, c'est-à-dire la saccade volontaire, était sensiblement diminuée lorsque la suite de stimuli était présentée dans un paradigme de double-saut que lorsqu'elle devait être réalisée seule. Selon Walker et McSorley, cette réduction de latence permet de penser qu'une saccade volontaire peut être programmée, au moins partiellement, pendant le temps durant lequel la première saccade est générée.

Une autre étude importante portant sur le sujet de la programmation anticipée de saccades est celle réalisée par Zingale et Kowler (1987). Ces auteurs ont demandé à des participants d'exécuter des saccades lors de l'apparition successive de la cible à différentes positions (de 1 à 5 positions) autour d'un pentagone imaginaire. Les résultats ont montré que la latence de la saccade initiale ainsi que la durée des intervalles entre chaque saccade augmentait avec la longueur de la séquence. De plus, la même tendance était observée lorsque les cibles disparaissaient avant le début de la séquence et que les participants avaient pour tâche d'exécuter des saccades vers les positions mémorisées de la cible ; néanmoins, les saccades étaient moins précises que les saccades visuellement guidées. Zingale et Kowler ont interprété ces résultats en terme de planification anticipée d'une séquence de saccades, et suggéré que cette séquence est mise à jour lors de son exécution sur la base des informations visuelles extraites et de l'intégration de signaux d'erreurs. D'autres études vont dans le sens d'une pré-programmation des saccades, comme par exemple les études sur les saccades express. Il a été remarqué que les saccades express étaient plus fréquentes lorsqu'une séquence ordonnée de saccades/fixations dans une même direction était réalisée (Carpenter, 2001). De plus, les saccades exécutées vers une cible périphérique isolée sont souvent suivies par des fixations de courte durée, avant qu'une saccade corrective ne soit réalisée, et selon certains auteurs, les fixations de courte durée sont supposées refléter la pré-programmation de la saccade corrective (pour une revue voir Becker, 1989).

La prévalence des fixations de très courte durée dans certaines tâches naturelles (Hayhoe & Ballard, 2005) pourrait également être interprétée de la même manière que les fixations de courte durée dans des paradigmes de visée simple, c'est-à-dire, dans le cadre d'une séquence pré-programmée de mouvements oculaires. Ce temps de fixation varierait en fonction de la tâche, comme par exemple lors de la lecture, la recherche visuelle, la perception de scènes (pour une revue, voir Rayner, 1998).

3.2 Visée d'une cible en contexte visuel

3.2.1 La métrique des saccades

Comme nous venons de le voir, les propriétés physiques des cibles peuvent avoir une influence sur la métrique et sur la latence des saccades. Mais l'on sait bien qu'au quotidien, nous ne sommes jamais confrontés à une seule cible à viser. Comment alors le système décide-t-il d'une cible vers laquelle diriger une saccade ? C'est ce à quoi tentent de répondre les études qui se sont penchées sur la double stimulation. Si l'on complexifie la tâche de visée de cible isolée en ajoutant un autre élément à la scène visuelle, cet élément peut avoir un statut perturbateur (appelé distracteur) ou un statut de cible. Lors de l'étude de la visée de cibles dans un paradigme où il y a une double stimulation, on va principalement regarder les effets de l'un des deux stimuli sur la visée de l'autre stimulus.

3.2.1.1 L'effet global sur la précision des saccades

L'un des premiers à avoir étudié la métrique des saccades lors de la présentation de deux cibles périphériques est Findlay, en 1982. Suivant les observations réalisées par Coren et Hoenig (1972), Findlay a mené plusieurs études dans lesquelles il présentait aux participants deux cibles simultanées en périphérie (i.e. deux carrés vides de tailles identiques ou différentes) et demandait aux participants d'aller fixer le plus rapidement et le plus précisément possible chacune des deux cibles (Figure 3.8). Il a observé que la saccade initiale atterrissait de façon quasi-systématique entre les deux cibles, bien que les saccades présentaient un biais en faveur de la cible la plus grande. Il a alors émis l'hypothèse selon laquelle les yeux étaient déviés vers le « centre de gravité » de la configuration visuelle périphérique.

Cet effet du « centre de gravité », également appelé « effet global », a été observé dans de nombreuses études, que cela soit lors de la présentation de deux cibles (Findlay, 1982, Chou, Sommer & Schiller, 1999), de la présentation d'une cible et d'un distracteur (Walker et al. 1997), de la lecture de mots isolés (Vitu, 1991), ou dans des tâches de recherche visuelle (Arai, McPeck & Keller, 2004 ; pour une revue, voir Vitu, 2008).

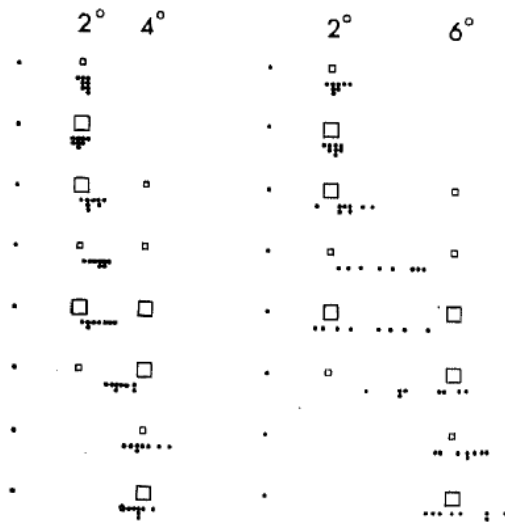


Figure 3.8 Illustration des positions d'atterrissage de l'œil dans les différentes configurations proposées par Findlay (1982). Chaque point représente la position d'atterrissage de la saccade initiale et l'on remarque clairement l'étalement de ces points lorsque deux stimuli sont présentés. Par ailleurs, les positions d'atterrissage de l'œil ont tendance à être biaisées vers la cible de plus grande taille quelle que soit l'excentricité. Source : Findlay, 1982.

Certains auteurs ont proposé que cet effet serait dû à des stratégies d'économie du système; ne sachant pas précisément où aller, la saccade atterrirait entre les deux positions possibles pour optimiser le traitement perceptif (pour une revue voir Vitu, 2008). Mais cette hypothèse a été rejetée du fait que ce même phénomène persiste lorsque les participants doivent viser une cible très précisément (Findlay & Kapoula, 1992). Bien que l'effet global soit maximal lorsque la position de la cible est imprévisible d'un essai à l'autre, l'effet ne disparaît pas lorsque la position de la cible devient prévisible ; il s'amoin-drit, mais reste toujours présent (Coëffe & O'Regan, 1987; mais voir He & Kowler, 1991). L'effet du centre de gravité a été alors interprété comme le résultat d'opérations et de programmations liées à la difficulté à isoler la cible visuelle, du fait de la mauvaise résolution en vision périphérique et du fait que le traitement attentionnel sélectif de la cible nécessite un certain temps à se mettre en place. Il survient rarement suffisamment tôt pour affecter une saccade de latence moyenne. Cette hypothèse est soutenue par les résultats observés en fonction de la latence des saccades : au plus la latence de la saccade est longue, au plus la saccade aura tendance à être précise et l'effet global sera réduit (Cœffé & O'Regan, 1987; Ottes, Van Gisbergen & Eggermont, 1985). On peut alors penser qu'une fois que la région de la cible pour la saccade est définie, la position d'atterrissage va être déterminée par le regroupement des signaux spatiaux provenant des stimulations liées à la cible mais également liées aux stimuli environnants (Kowler & Blaser, 1995). Par ailleurs, comme nous l'avons vu ci-dessus (voir Section 2.2.3.2) Robinson

(1972) a observé que la stimulation électrique simultanée de deux zones proximales de la carte motrice du colliculus supérieur entraînait l'exécution d'une saccade vers une position intermédiaire aux positions codées par les populations de neurones stimulées. Cette constatation prouve que l'effet global n'est pas le résultat d'une quelconque stratégie, mais bel et bien un effet de bas niveau.

L'effet global se produit seulement lorsque les éléments présentés dans le champ visuel occupent des positions proches l'une de l'autre, suggérant ainsi que la séparation angulaire entre les éléments visuels est un facteur crucial à prendre en compte dans cet effet (Findlay, 1982 ; Ottes et al., 1985). Walker et al. (1997) ont utilisé une double stimulation visuelle, cible-distracteur, en positionnant les deux stimuli à des positions variables dans le champ visuel. Ils ont observé que l'effet du centre de gravité était présent lorsque les distracteurs étaient présentés sur le même axe et dans le même hémichamp que la cible ou dans une région de $\pm 20^\circ$ autour de l'axe de la cible (voir Figure 3.9). Vitu, Lancelin, Jean et Farioli (2006), ont réalisé une série d'études afin de spécifier plus précisément les caractéristiques de l'effet global et de voir si la position rétinienne des stimuli joue aussi un rôle ; ils ont testé plus précisément l'effet de distracteurs présentés dans la région fovéale sur la précision des saccades vers une cible plus excentrée. Dans leurs expériences, la cible était une lettre présentée au centre d'une chaîne de lettres (ex. « xxxhxxx »). Le distracteur était une chaîne composée uniquement de la lettre « x », et était toujours présenté dans le même hémichamp que la cible. Le distracteur avait un nombre de lettres variables mais sa première lettre se trouvait toujours au niveau du point de fixation. Les auteurs ont observé une absence d'effet du distracteur sur l'amplitude des saccades pour les distracteurs dont la longueur était de moins de 1° , et cela se produisait quelle que soit l'excentricité de la cible et ainsi quelle que soit la distance entre la cible et le distracteur. Vitu et al. (2006) en ont conclu qu'il y aurait une zone « morte » pour l'effet global qui serait une région d'environ 1° autour de la fovéa. Lorsqu'un stimulus est présenté dans cette région, il ne devrait pas avoir d'effet sur la précision d'une saccade réalisée vers une cible périphérique dans le même hémichamp.

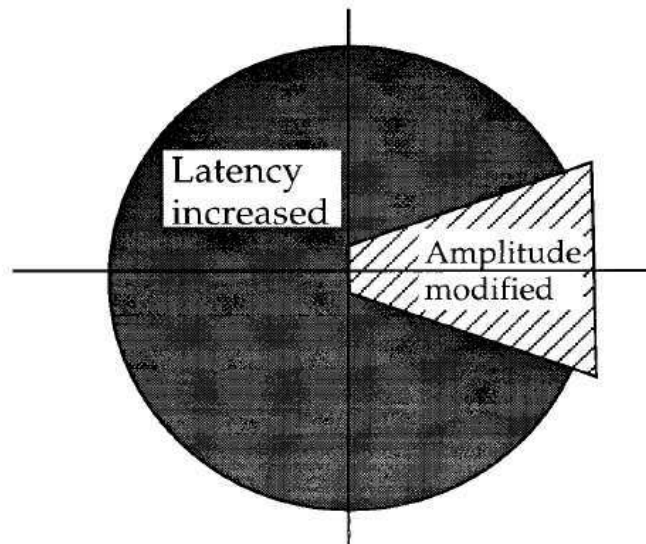


Figure 3.9 Illustration des zones du champ visuel et les effets possibles sur la latence et la métrique des saccades lorsque des stimuli sont positionnés dans ces zones. Source : Walker et al. (1997)

Les propriétés physiques des stimuli jouent bien entendu un rôle sur la déviation produite par le distracteur. Comme nous l'avons vu précédemment, lorsque l'on manipule la taille des stimuli, la saccade aura tendance à être déviée vers la cible la plus grande (Findlay, 1982). Mais également, lorsque l'on manipule la luminance des stimuli, on va observer une déviation vers le stimulus le plus lumineux (Deubel, et al., 1984). De nombreux autres facteurs, tels que la texture ou l'orientation semblent aussi jouer un rôle, mais nous n'en ferons pas état ici (pour des revues voir Findlay & Walker, 1999 ; Vitu, 2008).

Les études menées en utilisant le paradigme du double-saut (voir 3.1.2.4) ont montré que lorsque l'intervalle de temps entre le deuxième affichage de la cible et la première saccade est court les participants effectuent deux saccades bien distinctes vers chacune des deux positions de la cible. Mais lorsque le délai entre la deuxième présentation de la cible et le début de la saccade est plus long, et que les sauts de la cible sont dans la même direction, les participants effectuent une saccade vers une position intermédiaire entre les deux positions de la cible, suggérant donc un effet global mais dans une fenêtre temporelle. Le moment d'apparition de la seconde cible dans cet intervalle est critique car il détermine avec quel poids la deuxième position de la cible contribue au calcul de l'amplitude de la saccade. Il est important de noter que les changements d'amplitude de la saccade observés en réponse au double saut surviennent lorsque la cible est présentée sur le même axe, dans le même hémichamp et éloignée du point de fixation. En effet, lorsque les deux positions de la cible sont dans des hémichamps opposés, l'amplitude de la saccade n'est pas modifiée, mais sa

direction ainsi que sa latence le sont. La saccade est dirigée vers la 2^{ème} position de la cible après un délai rallongé, ce qui suggère l'annulation du programme de la saccade en direction de la première position. C'est à partir de ce résultat que Becker et Jurgens (1979) ont proposé que la direction des saccades était déterminée de façon indépendante à son amplitude. Leur modèle de production des saccades à deux étapes sera développé dans la Section 4.2.1.

Watanabe (2001) a étudié le phénomène d'IOR sur les paramètres spatiaux d'une saccade, et plus particulièrement sur l'effet du centre de gravité. Dans cette étude, les participants devaient réaliser une saccade le plus rapidement possible vers l'un des deux stimuli présentés de façon proche et simultanée (condition contrôle). Les résultats obtenus étaient ceux classiquement observés dans le cadre de l'effet global. Mais lorsqu'un indice non informatif était présenté 600ms avant l'apparition des deux stimuli, c'est-à-dire dans des conditions favorisant l'IOR, les saccades avaient toujours tendance à atterrir au centre de gravité de la configuration, mais elles étaient légèrement biaisées vers la position opposée à celle de l'indice précédemment flashé. Selon Watanabe (2001), cette étude démontre que les mécanismes responsables de l'IOR affectent les paramètres liés au calcul de la métrique des saccades, et qu'ils ne se répercutent pas seulement sur la latence des saccades. Il est par ailleurs intéressant de noter que dans cette étude, les stimuli étaient présentés autour de l'axe vertical, à une excentricité de 10° et une séparation angulaire de 20° ou 30°, laissant ainsi penser contrairement à ce que Walker et al. (1997) prédisent que l'effet du centre de gravité peut s'observer pour des saccades verticales et lorsque les stimuli sont présentés à des positions en miroir dans les hémichamps droit et gauche. Néanmoins, comme le suggèrent les données de He et Kowler (1989) ainsi que celles de Watanabe (2001) dans une condition avec indigage préalable, au moins dans ce cas particulier, l'effet global ne serait que l'effet de stratégies visuelles. He et Kowler (2009) ont fait varier la prédictibilité de la position d'une cible présentée autour de l'axe vertical (voir Section 3.1.1.2) et ont observé que lorsque la cible était présentée simultanément avec un distracteur présenté en miroir autour de l'axe vertical, et que la position de la cible était fortement prédictible, ils n'observaient aucun effet global, la saccade n'était jamais déviée vers le centre de gravité. A l'inverse, lorsque la position de la cible était totalement imprédictible, les auteurs ont observé un effet global, suggérant donc que les participants ne sachant pas à l'avance où aller, choisissaient de viser une position intermédiaire qui les rapprochait de toute façon de la cible. Nous reviendrons sur ce point au Chapitre 4.

3.2.1.2 L'effet des distracteurs sur la trajectoire des saccades

L'effet des distracteurs sur la trajectoire des saccades a également été le fruit de nombreuses recherches, car cela permet d'identifier les composantes à la fois horizontales et verticales prises en compte lors de la production d'un mouvement oculaire vers une cible. Comme nous l'avons vu, la trajectoire des saccades verticales et obliques n'est jamais totalement droite, elle est souvent curviligne et ce, même lors de la visée d'une cible isolée. En plus de cette tendance naturelle, d'autres objets présentés dans la scène visuelle peuvent exercer une influence sur l'ampleur et le sens de la courbure des saccades. Plusieurs auteurs ont constaté, en présentant un distracteur à proximité d'une cible, que la saccade résultante présente une trajectoire courbée vers l'emplacement du distracteur avant d'atterrir sur la cible. Les déviations vers la position du distracteur sont généralement observées dans les paradigmes de double-saut et de recherche visuelle (Van der Stigchel, Meeter & Theeuwes, 2006).

Par exemple, dans le paradigme du double-saut, on observe une déviation vers la position du distracteur lorsque le délai entre la première et la deuxième présentation de la cible est inférieur à 50 ms et la distance séparant la cible et le distracteur est relativement large (Van Gisbergen, et al., 1987). Dans une tâche de recherche visuelle, comme celle proposée par McPeck, Skavenski et Nakayama (2000), où les participants devaient trouver une cible de couleur verte présentée avec de multiples distracteurs de couleur rouge (et vice versa), ils ont observé une tendance à réaliser des saccades dont la courbure était biaisée vers la position du distracteur.

Mais dans d'autre cas, on peut observer une tendance à dévier à l'opposé de la position du distracteur. Par exemple lorsqu'une cible et un distracteur sont présentés simultanément dans une tâche de recherche visuelle, les saccades pourtant dirigées correctement vers la cible affichent une courbure caractéristique à l'opposé de la position du distracteur (Figure 3.10). Doyle et Walker (2001) ont été les premiers à observer qu'un distracteur pouvait générer une saccade dont la trajectoire était déviée à l'opposée de sa position. Dans leur expérience, les participants devaient réaliser une saccade dirigée vers une cible se situant sur l'axe vertical en présence d'un distracteur situé à gauche ou à droite du point de fixation ; cette saccade était soit volontaire (un indice central indiquait la direction de la saccade, haut vs. bas), soit réflexive (dans ce cas la saccade était déclenchée en réponse à l'apparition de la cible). Ils ont observé que quel que soit le type de saccade, la trajectoire avait tendance à être déviée à l'opposé de la position du distracteur. Lorsque l'on multiplie le nombre de distracteurs

possibles et que l'on positionne chaque distracteur de part et d'autre de l'axe vertical, comme l'ont fait McSorley, Haggard et Walker (2004), la saccade ne semble pas être déviée, et au contraire la trajectoire est rectiligne le long de l'axe vertical. De plus, lorsque l'emplacement de la cible n'est pas prédictible, alors, on observe une tendance de la trajectoire à dévier vers le distracteur tandis que lorsque la position de la cible est fortement prédictible, alors, à l'inverse la saccade a tendance à dévier à l'opposé de la position du distracteur (Walker, McSorley & Haggard, 2006).

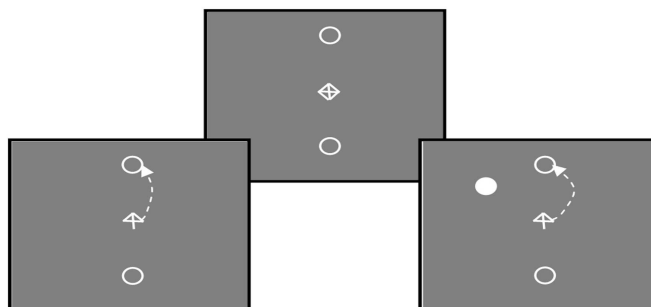


Figure 3.10. Représentation schématique de la trajectoire d'une saccade verticale sans distracteur (à gauche) et avec distracteur (à droite). Source : Walker et McSorley (2008).

De façon générale, que la déviation soit réalisée vers la position du distracteur ou éloignée de celle-ci, les effets d'un distracteur sur la trajectoire des saccades dépendent de la distribution de l'activité neuronale globale produite à la fois par la cible et par le distracteur. Les écarts d'une trajectoire lorsqu'un distracteur est présenté seraient donc dus à la combinaison correspondante des vecteurs de saccades. La déviation à l'opposé de la position du distracteur vient d'une inhibition des neurones codant pour la position du distracteur, et cette inhibition proviendrait plus particulièrement des projections du FEF sur le colliculus supérieur. Une hypothèse explicative de ces déviations a été fournie par Tipper et ses collaborateurs (Tipper, Howard & Jackson, 1997 ; Tipper, Howard & Paul, 2001). Cette théorie a tout d'abord été proposée pour rendre compte des déviations observées lors de tâches de réponses manuelles, qui présentent le même pattern de déviation que les mouvements saccadiques. Selon Tipper et al. (1997 ; 2001), chaque stimulus active une population neuronale qui code pour un certain vecteur de mouvement. Lorsqu'il y a de nombreux vecteurs comme dans le cas de la présentation simultanée d'une cible et d'un distracteur, un des deux vecteurs doit être inhibé afin qu'une seule direction pour le mouvement soit décidée. Ainsi dans le cas de la présentation d'un distracteur, si le vecteur de mouvement codant pour le distracteur n'a pas été inhibé, dans ce cas, il va en résulter un

mouvement qui sera dévié vers la position du distracteur. A l'inverse, si le vecteur codant pour la direction du distracteur a été correctement inhibé, c'est le vecteur codant pour la direction de la cible qui prendra le dessus et alors le mouvement présentera une courbure à l'opposé de la position de ce dernier.

Ces hypothèses ont alors été étendues au cadre de l'étude des mouvements oculaires. L'observation que, dans certaines conditions, la trajectoire de la saccade montre une tendance à être déviée vers la position du distracteur pourrait également être expliquée en termes de codage spatial, puisque l'on sait que la direction des saccades est codée par des populations neuronales qui ont de grands champs récepteurs qui se chevauchent (voir Section 2.2.3.2). Cible et distracteur vont donc activer tous deux des populations neuronales distinctes mais qui auront tendance à se chevaucher, selon la distance les séparant, générant ainsi une sommation et un moyennage de ces activités. Dans le cas d'une trajectoire dont la courbure est à l'opposé de la position du distracteur, certaines hypothèses proposent que cela soit le résultat d'une inhibition des neurones qui codent pour la position du distracteur, permettant ainsi aux neurones codant pour la direction de la cible de prendre le dessus (Figure 3.11). Selon Sparks et Hartwich-Young (1989), cette inhibition des populations neuronales codant pour la position du distracteur se ferait au niveau des couches intermédiaires du colliculus supérieur. Toutefois, comme nous l'avons précédemment décrit, les champs oculomoteurs frontaux étant impliqués dans la sélection d'une cible pour la saccade et l'inhibition des autres éléments de distraction, il est probable que l'inhibition de la position du distracteur dans le cadre des trajectoires de saccades soit dû principalement à des projections provenant des champs oculomoteurs frontaux vers le colliculus (voir Van der Stigchel et al., 2006).

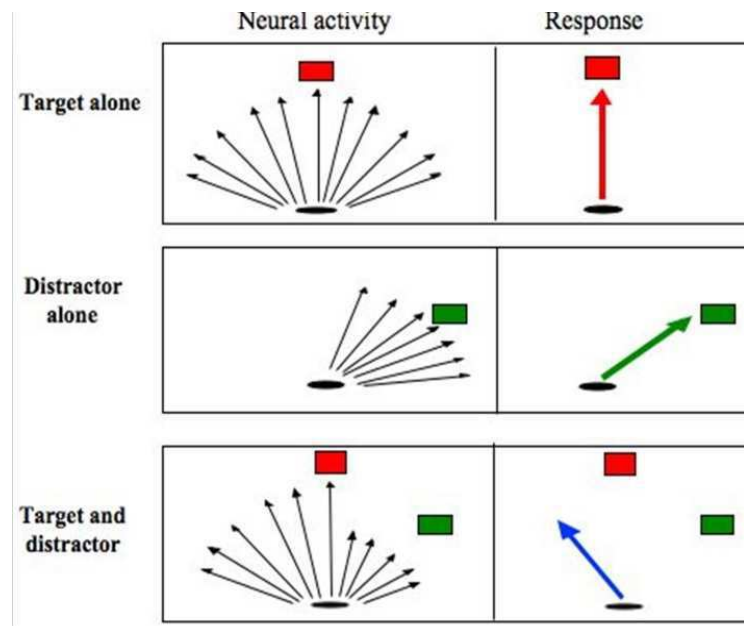


Figure 3.11 Représentation schématique de l'activation des populations neuronales liée aux différentes stimulations (colonne de gauche) et la réponse saccadique correspondante (colonne de droite). Les flèches noires représentent les vecteurs de populations neuronales qui codent pour l'objectif de la saccade. Lorsqu'une cible (ou un distracteur) est présentée seule les vecteurs de population codent pour sa position. Quand une cible et un distracteur sont présentés ensemble, les populations neuronales codant pour la position du distracteur doivent être inhibées, il y a donc un effet négatif des vecteurs d'activités liés à la position du distracteur, et donc le vecteur de saccade final est dévié. Source : Walker et McSorley (2008)

3.2.2 La latence des saccades

3.2.2.1. L'effet des distracteurs éloignés sur la latence des saccades

De nombreux travaux ont porté sur l'étude des propriétés temporelles des saccades réalisées en réponse à des stimulations doubles (deux cibles ou une cible et un distracteur) ainsi que des stimulations visuelles plus complexes impliquant le plus souvent une tâche de recherche visuelle. Les premiers résultats ont été rapportés par Lévy-Schoen (1969). Celle-ci a testé les effets sur la latence des saccades, de la présentation de deux cibles présentées respectivement à des positions variables, soit du même côté, soit de part et d'autre du point de fixation, et à des excentricités variables (voir Figure 3.12). Les participants avaient pour tâche d'effectuer une saccade vers l'une ou l'autre des deux cibles. Lorsque les cibles étaient présentées de part et d'autre du point de fixation, c'est-à-dire chacune dans un hémichamp, la latence des saccades était beaucoup plus longue que lorsqu'une cible seule était présentée.

Disposition des lampes	A	B	C	D	E
Configuration					
AB	0	75	0		
DE			0	73	2
AD	18		1	56	
BE		73	0		2

Figure 3.12 Paradigme expérimental utilisé par Lévy-Schoen (1969). Les stimuli étaient des lampes, 5 au total, la lampe C correspondant au point de fixation. Ensuite, étaient allumées simultanément deux lampes, comme décrit dans la colonne de gauche. Les nombres rapportés correspondent au nombre de saccades dirigées respectivement vers la position de chaque lampe. Ainsi, dans la configuration de type DE, les lampes D et E étaient allumées simultanément et 73 saccades sur 75 étaient dirigées vers la lampe D.

Walker et al. (1997) ont mené une série d'études visant à répliquer ce résultat et à tester de façon plus systématique l'effet d'un stimulus additionnel sur la latence des saccades. Ils présentaient donc soit une cible seule, soit une cible accompagnée d'un distracteur et faisaient varier les positions de la cible et du distracteur, ainsi que l'axe sur lequel le distracteur était présenté ; la cible apparaissait toujours sur l'axe horizontal (voir Figure 3.13). Ils ont observé que lorsque le distracteur était présenté dans le même hémichamp que la cible et dans une région de moins de 20° par rapport à l'axe de la cible, la latence des saccades restait inchangée, mais dès lors que le distracteur apparaissait en dehors de cette région, la latence était rallongée par rapport à la condition sans distracteur. Cet effet variait en fonction de l'excentricité du distracteur par rapport au point de fixation et de la distance séparant la cible du distracteur. La latence maximale était observée dans la condition où le distracteur apparaissait au centre de la fovéa, c'est-à-dire à une excentricité de 0°, et elle diminuait au fur et à mesure que le distracteur s'éloignait de la fovéa et que la distance avec la cible diminuait. En d'autres termes, au plus le distracteur s'éloignait de la fovéa et se rapprochait de la cible, au plus la latence avait tendance à diminuer et se rapprocher de celle obtenue dans la condition contrôle sans distracteur. Comme indiqué à la Figure 3.13, la variable critique serait le rapport entre l'excentricité du distracteur et l'excentricité de la cible, appelé ici « ratio » pour simplicité. Plus ce rapport est élevé, plus l'effet de la présentation du distracteur sur la

latence diminue ; un effet minimum est atteint pour des ratios de 1 et au-delà, soit lorsque le distracteur est autant ou plus excentré que la cible. Cet effet dit des distracteurs éloignés ou « *Remote Distractor Effect* » a été répliqué par Griffiths, Whittle et Buckley (2006). Toutefois, un examen des données rapportées dans d'autres études répliquant l'effet inhibiteur d'un distracteur fovéal ou contralatéral sur la latence montre que l'augmentation de la latence n'est pas systématiquement fonction du ratio (e.g. Born & Kerzel, 2008 ; Ludwig, Gilchrist & McSorley, 2005 ; White, Gegenfurtner & Kerzel, 2005).

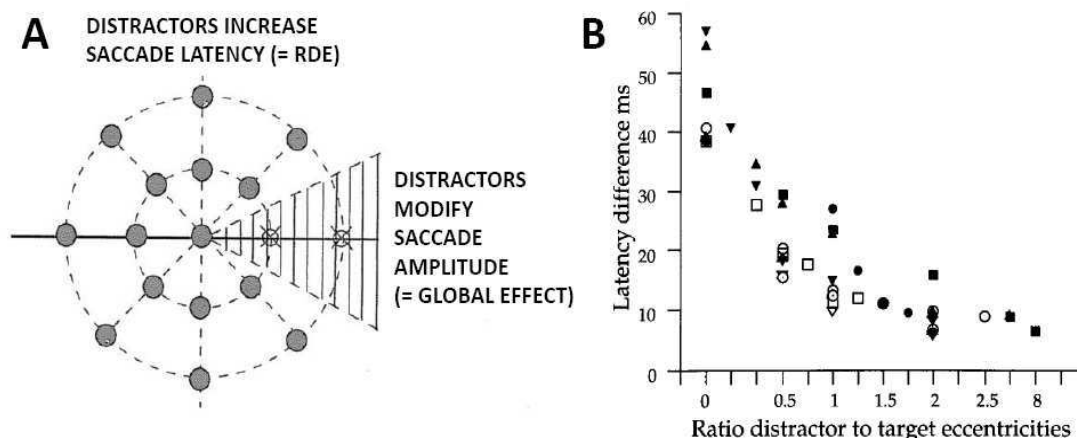


Figure 3.13. Résumé des résultats obtenus par Walker et al. (1997), A) combinaison des positions de cible et de distracteur favorisant l'observation d'un effet sur la latence (cercles grisés) ou sur l'amplitude (quartier rayé). B) Effet du ratio entre position de la cible et du distracteur sur la latence des saccades. Source : Findlay et Gilchrist (2003).

L'effet d'un *onset* abrupt associé à l'apparition d'un distracteur peut également avoir un effet sur la latence des saccades, comme l'ont observé Godijn et Theeuwes (2002). Ils ont réalisé une série d'études dans lesquelles ils visualisaient durant 600 ms six cercles rouges équidistance les uns des autres, et placés sur un cercle imaginaire à 0.4° d'excentricité du point de fixation. Passé ce délai de 600 ms, un des six cercles rouge changeait de couleur afin d'indiquer la position de la cible pour la saccade. Dans la moitié des essais, en même temps que l'un des cercles changeait de couleur, un cercle rouge additionnel était affiché de façon abrupte (*onset*) à une séparation angulaire de 30° , 90° ou 150° de la position de la cible. Ils ont observé que la latence des saccades était augmentée dans les conditions avec distracteur, et ce d'autant plus si la distance séparant la cible et le distracteur était importante (séparation angulaire de 90° ou 150°), alors que l'excentricité du distracteur et de la cible étaient identiques. De plus, dans la condition où la cible et le distracteur étaient présentés relativement proches (séparation angulaire de 30°), la saccade avait tendance à atterrir entre les deux

stimuli, et la latence moyenne de la saccade à être plus courte. Ces résultats semblent aller à l'encontre d'un rôle prépondérant de l'excentricité relative entre cible et distracteur et suggérer contrairement à Walker et al. (1997) que le facteur critique est plutôt la distance séparant la cible du distracteur.

Ainsi, un distracteur présenté en fovéa, dans l'hémichamp opposé à la cible ou bien de façon éloignée par rapport à une cible ipsilatérale tend à augmenter la latence des saccades. Le fait que cet effet soit principalement fonction du rapport d'excentricité entre cible et distracteur reste néanmoins débattu, alors qu'il s'agit d'un point critique. En effet, comme nous le verrons de façon plus détaillée ci-dessous (Section 4), l'effet du ratio suggère comme proposé par Walker et al. (1997), une interprétation en termes de compétition entre les neurones de fixation, qui présentent une décharge tonique durant la fixation visuelle, et les neurones de mouvement, qui augmentent leur décharge avant et pendant une saccade (Munoz & Wurtz, 1993a-b ; voir Section 2.2.3.2). Le rôle critique de la distance entre cible et distracteur suggère au contraire une interprétation en termes d'interactions latérales de longue portée (voir Section 2.2.3.2). L'étude de l'effet en fonction de facteurs visuels, temporels et endogènes est dans un premier temps nécessaire pour tenter d'établir le locus de l'effet.


3.2.2.2. L'effet des distracteurs éloignés : Facteurs temporels et visuels

Comme nous l'avons vu à la Section 3.1.2.2, la latence des saccades est influencée par le temps qui sépare l'apparition du distracteur de celle de la cible, ou SOA (*Stimulus Onset Asynchrony*). Les études ayant manipulé le SOA ont observé qu'un distracteur aurait un effet perturbateur maximal sur le déclenchement de la saccade lorsqu'il est présenté avec un délai de 50-100ms suivant l'apparition de la cible (Ross & Ross, 1980 ; Ross & Ross, 1981). De la même manière, Walker et al. (1995), ont fait varier de façon systématique le SOA entre l'apparition d'une cible et d'un distracteur, à une position miroir de celle de la cible, donc dans l'hémichamp opposé. La cible était présentée à une excentricité de 4.5° ou 8.5° pour une durée de 100ms. A certains essais, un distracteur (condition expérimentale) apparaissait un certain délai avant ou après son apparition (20, 40, 80, 160, ou 240 ms). Les auteurs ont observé que lorsque le distracteur était présenté avec un délai inférieur à 100 ms après la cible, la latence de la saccade était rallongée par rapport à la condition contrôle, répliquant ainsi les résultats de Ross et Ross (1980, 1981). Toutefois, lorsque le temps séparant les deux stimuli était de 160 et 240ms, la saccade était soit générée plus rapidement (dans la condition où le distracteur était présenté avant), soit il n'y avait pas de différence entre les deux

conditions (dans la condition où le distracteur était présenté après). Ainsi l'effet perturbateur d'un distracteur ne survient que dans un interval de temps restreint suivant l'apparition de la cible.

Ces résultats liés à l'effet des distracteurs éloignés ont été rapprochés d'un autre phénomène appelé inhibition saccadique (*saccadique inhibition*) qui fait référence à la suppression temporaire de l'initiation d'une saccade en présence d'un distracteur (Reingold & Stampe, 2002 ; Buonocore & McIntosh, 2008). Cet effet se visualise par l'observation de la distribution des latences des saccades ; les saccades normalement générées avec une latence variant entre 70 et 100 ms (condition contrôle sans distracteur) sont absentes dans la condition expérimentale avec distracteur. L'inhibition saccadique et par conséquent l'effet des distracteurs éloignés sont vraisemblablement liés aux processus de production des saccades au niveau des couches intermédiaires du colliculus supérieur. En effet, comme noté par Reingold et Stampe (2002), la rapidité avec laquelle l'effet émerge (~ 70 ms à partir de la présentation du distracteur) est compatible avec les estimations du temps nécessaire d'une part pour que les afférences visuelles atteignent le colliculus supérieur (~ 35-47 ms) et d'autre part pour qu'un signal venant du colliculus supérieur entraîne l'exécution d'une saccade (~ 20 ms).

Les données recueillies par Born et Kerzel (2008) semblent en accord avec cette interprétation colliculaire. Dans leur étude, les auteurs ont manipulé le contraste de luminance de la cible et du distracteur sur l'effet des distracteurs éloignés. Partant du constat que lors de la visée d'une cible isolée le contraste de la cible avait un effet sur la latence des saccades, ils se sont demandé si les mêmes effets pouvaient être observés en faisant varier le contraste du distracteur. Ils ont mené trois expériences dans lesquelles ils ont varié le contraste de la cible et du distracteur (patches de Gabor⁴). Les résultats montrent que l'effet des distracteurs éloignés n'était pas affecté par le niveau de contraste du distracteur. L'effet dépendait principalement des caractéristiques de la cible. Au plus la latence lors de la visée de la cible présentée seule était courte, au plus l'effet du distracteur était fort. Born et Kerzel ont donc conclu que la latence moyenne d'une saccade réalisée vers une cible va déterminer la latence lors de la présentation d'un stimulus distracteur. A contraste égal, les signaux venant de la cible et les signaux venant du distracteur arrivent simultanément au niveau du colliculus supérieur, et donc la présence du distracteur perturbe la programmation de la saccade vers la cible, ce qui expliquerait l'effet important du distracteur. Par contre, lorsque la cible est très contrastée, le

4 

signal lui correspondant atteint le système oculomoteur plus tôt que le signal associé au distracteur de plus faible contraste, ce qui entraîne un effet inhibiteur du distracteur moindre.

Néanmoins, comme l'ont montré Ludwig, et al. (2005), d'autres propriétés visuelles des cibles et des distracteurs comme leur fréquence spatiale, ont aussi un impact sur l'effet des distracteurs éloignés. Dans leur expérience, la cible et le distracteur qui étaient présentés simultanément, étaient des patchs de Gabor de fréquence spatiale variable. Les auteurs ont observé que l'effet des distracteurs éloignés avait tendance à décroître avec l'augmentation de la fréquence spatiale du distracteur, mais seulement lorsque celle-ci était plus élevée que celle de la cible. Du fait que ces données ne semblent pouvoir être prédites par un modèle d'inhibition latérale simple, les auteurs ont proposé l'hypothèse selon laquelle les interactions surviendraient à un plus haut niveau, probablement dans le cortex visuel.

Enfin, l'effet des distracteurs éloignés sur la latence serait modulé par la taille des stimuli présentés, bien que les résultats ne semblent pas tous aller dans le même sens. D'une part, Vitu et al. (2006) ont rapporté que plus un distracteur fovéal était grand, plus la latence des saccades était élevée. Néanmoins, l'effet se stabilisait pour des distracteurs dont la longueur était supérieure à 1° , suggérant donc que la stimulation de la zone fovéale joue un rôle dans l'effet perturbateur des distracteurs. A l'inverse, White et al. (2005) ont montré que l'effet d'un distracteur fovéal est inversement proportionnel à sa taille. Dans leur expérience, la cible et le distracteur étaient des patchs de Gabor. Le distracteur, toujours centré sur la fovéa était de taille variable ; au travers de deux de leurs expériences, celui variait entre $1.6 \times 1.6^\circ$ et $36 \times 36^\circ$. Les petits distracteurs retardaient le départ de la saccade, mais à mesure que leur taille augmentait, leur effet sur la latence diminuait, à tel point que dans le cas d'un distracteur de $36 \times 36^\circ$, il n'y avait plus aucune différence de latence par rapport à la condition contrôle sans distracteur. Selon ces auteurs, la stimulation de la zone de fixation avec un distracteur, n'est pas en soit suffisante pour produire une augmentation de la latence des saccades généralement observée dans le cas de l'effet des distracteurs éloignés. L'effet serait plutôt fonction de la saillance du distracteur dans la scène visuelle. Ainsi, lorsqu'une stimulation est confinée dans une petite zone, qui plus est lorsqu'il s'agit d'un distracteur, la sélection de la cible s'en trouverait ralentie, alors qu'elle ne serait pas affectée lorsque le distracteur est tellement large qu'il est interprété comme le fond. Ces mécanismes relevant de la distinction entre la figure et le fond suggèrent donc que des processus de plus haut niveau que ceux mis en jeu au niveau du colliculus supérieur, seraient impliqués.

Un résultat intéressant à noter également est celui obtenu par Kirchner et Thorpe (2006) dans un autre contexte théorique. Les auteurs ont présenté aux participants soit une seule image, soit deux images (une cible et un distracteur) simultanément, de part et d'autre du point fixé, dans une situation de gap (où le point de fixation disparaissait 200 ms avant l'apparition de la cible). La tâche était une tâche de discrimination qui consistait à déplacer le regard vers l'image contenant un animal. Chaque image faisait 10° de largeur sur 14.5° de hauteur et était présentée à 6° d'excentricité, signifiant donc qu'elle stimulait une région s'étendant de 1 à 11° à droite ou à gauche du point fixé. Les latences moyennes dans la condition bilatérale étaient beaucoup plus élevées (228 ms) que dans la condition contrôle sans distracteur (133ms), mais il est difficile de départager le rôle joué par l'ajout du distracteur et l'indécision concernant la direction de la cible. Le point important est le fait que les temps de réaction observés dans la condition contrôle sans distracteur étaient extrêmement rapides, comme classiquement observé dans les tâches de *gap* (voir Section 3.1.2.2) alors que la cible de taille imposante stimulait la région fovéale. Ce résultat semble indiquer en accord avec les données de White et al. (2005), que le degré de stimulation de la région fovéale ne peut à lui seul rendre compte de la latence d'une saccade. A moins que d'autres mécanismes de plus haut niveau ne soient en jeu, comme l'ont proposé White et al. (2005), il semble que ce soit la balance entre la stimulation fovéale et la stimulation périphérique qui soit critique. Ce point sera développé au Chapitre 2.

3.2.2.3. L'effet des distracteurs éloignés : Facteurs endogènes

De nombreuses études se sont ainsi focalisées sur l'influence des facteurs de bas niveau sur l'effet des distracteurs éloignés, mais certaines hypothèses penchent en faveur d'effets de haut niveau pouvant moduler la latence des saccades dirigées vers une cible lors de la présentation simultanée d'un distracteur.

Dans leur étude réalisée en 1995, Walker et al. ont présenté deux cibles simultanément, de façon miroir dans chaque hémichamp (voir 3.1.2.3). Classiquement, ils ont observé une augmentation de la latence en comparaison avec la condition où la cible était présentée seule. Toutefois, l'ampleur de ce ralentissement n'était pas affectée par l'indice précédant l'apparition de la cible ; il était donc indépendant de l'orientation préalable de l'attention visuelle. Adler, Bala et Krauzlis (2002) ont étudié les effets de l'indication de la position des stimuli sur les latences des saccades. Dans une première expérience, une cible était présentée à 3° d'excentricité à droite ou à gauche du méridien vertical et .7° au-dessus ou

en-dessous du méridien horizontal. Lorsque la cible apparaissait simultanément avec un distracteur, le distracteur était présenté du côté opposé, en position miroir avec la cible. L'indice était présenté durant 250ms et 500 à 1000ms avant que la cible n'apparaisse. Dans 100% des cas, les indices étaient congruents avec la position ou la couleur de la cible à venir, et ces indices avaient pour conséquence de réduire la latence des saccades ; et ce, d'autant plus lorsque la cible était présentée simultanément avec un distracteur. En d'autres termes, les indices réduisaient non seulement les latences des saccades, mais également l'effet du distracteur sur la latence, donc l'effet des distracteurs éloignés. Pour rendre compte de ces effets, Adler et al. (2002) ont proposé une interprétation en termes d'allocation de l'attention liée au processus de sélection de la cible, ce qui suggère donc des processus descendants, de haut niveau.

En 2008, Benson a réalisé une expérience dans laquelle elle a présenté une cible toujours à la même excentricité (8°) mais à trois positions possibles (gauche / centre / droite). La cible était accompagnée ou non d'un distracteur présenté soit au centre (0° - stimulation unilatérale), soit dans l'hémichamp opposé à la cible (stimulation bilatérale). Les participants ne connaissaient pas à l'avance la position de la cible et avaient pour simple instruction de réaliser une saccade vers la cible en ignorant les autres stimuli. Étonnamment, à l'inverse de Walker et al. (1997), Benson (2008a) a observé une latence plus longue lorsque le distracteur était présenté en périphérie que lorsqu'il était présenté au centre de la configuration. Faisant suite à ces résultats, Benson a mené une autre étude, dans laquelle les participants étaient informés à l'avance de la position de la cible. Dans ce cas précis, elle a observé les mêmes résultats que ses prédécesseurs, à savoir une latence plus longue lorsque les distracteurs étaient présentés au centre de la configuration. Selon Benson, cette différence serait le résultat de la modulation liée à l'exigence de la tâche, ce qui remet donc aussi en question l'hypothèse que l'effet des distracteurs éloignés est purement un effet de bas niveau. Lorsque la stimulation est bilatérale, il y aurait en parallèle la programmation d'une saccade dirigée vers la position de la cible et la programmation d'une saccade dirigée vers le distracteur, et il serait nécessaire pour le système d'annuler l'une des deux saccades en faveur de l'autre.

En 2009, Born et Kerzel ont examiné l'effet d'un distracteur foveal ou bien contralatéral en fonction de la congruence entre les propriétés de la cible et du distracteur. Les cibles pouvaient être soit grises, soit vertes et les distracteurs pouvaient soit partager la propriété définissant la cible (congruents) soit être différents de la cible (incongruents). Ils ont observé une augmentation de l'effet du distracteur lorsque les propriétés du distracteur étaient

congruentes avec celles de la cible. De plus, lorsqu'ils ont demandé explicitement aux participants de réaliser une tâche de discrimination entre cible et distracteur basée sur la couleur des stimuli, induisant ainsi une modulation de haut niveau de la tâche, ils ont observé un effet de congruence sur l'effet des distracteurs éloignés encore plus important que lorsqu'aucune tâche de discrimination n'était demandée. Ces modulations de l'effet perturbateur d'un distracteur en fonction de la congruence cible/distracteur et la tâche à réaliser suggèrent encore une fois que des processus de haut niveau contribuent à l'effet des distracteurs éloignés.

4. Les modèles de la génération saccadique

De nombreux modèles ont été proposés pour rendre compte de la production des saccades et de leurs propriétés tant spatiales que temporelles (pour une revue voir Girard & Berthoz, 2005). Dans ce travail de thèse, nous nous sommes focalisés principalement sur les modèles rendant compte de la production des saccades vers des cibles isolées et des cibles en contexte visuel. Ces modèles décrivent les mécanismes neuronaux au sein du colliculus supérieur et leurs modulations éventuelles du fait des projections corticales sur le colliculus. Toutefois, il est à noter que ces modèles à quelques exceptions près (e.g. Meeter, Van der Stigchel & Theeuwes., 2010), n'indiquent pas le chemin des informations rétinienne jusqu'au colliculus supérieur, ni le niveau de traitement réalisé au niveau cortical; ils ne précisent pas non plus les étapes de transformation de l'activité neuronale colliculaire en une commande motrice.

4.1 La métrique des saccades

Comment le système oculomoteur planifie-t-il les propriétés spatiales d'une saccade ? Comme nous l'avons vu dans la Section 3 une variété d'expériences comportementales a permis de mettre à jour les différents facteurs pouvant influencer les paramètres spatiaux d'une saccade réalisée vers une cible isolée, vers une cible accompagnée d'un distracteur ou lors d'une séquence de saccades. Des données électrophysiologiques ont par ailleurs montré que le colliculus supérieur est fortement impliqué dans la production des saccades. Les enregistrements de cellules individuelles dans les couches profondes du colliculus supérieur ont montré que certains neurones sont actifs juste avant les saccades, et que l'amplitude et la direction codées sont spécifiques à chaque population de neurones (Sparks & Mays, 1980).

La plupart des modèles rendant compte de la métrique des saccades se basent sur la dynamique de l'activité des populations neuronales au sein du colliculus supérieur (voir Section 2). Ils reposent tous sur un modèle princeps développé en 1986, par Ottes, Van Gisbergen et Eggermont. Ces auteurs ont proposé un modèle décrivant l'organisation spatiale de l'activité neuronale au sein de la carte motrice du colliculus supérieur et l'appariement de cette activité avec la métrique des saccades réalisées dans le champ visuel. Ce modèle repose sur les résultats obtenus par Robinson (1972) lors de ses études électrophysiologiques chez le primate non humain. Il fait état de la correspondance entre l'espace visuel et la représentation,

déformée, de cet espace au sein du colliculus supérieur, en prenant en compte notamment la non-homogénéité des représentations colliculaires qui résulte de la magnification des informations fovéales. A mesure que les neurones codent des positions plus excentrées dans le champ visuel, la taille de leur champ récepteur augmente.

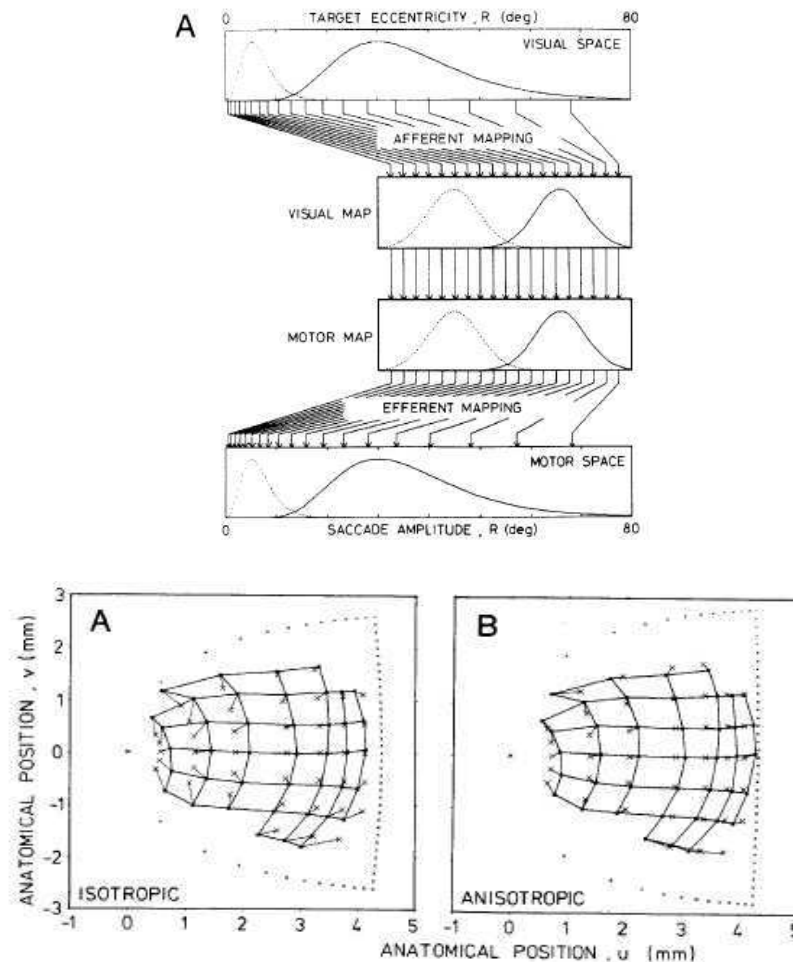


Fig. 4.1 Structure du modèle de Ottes et al. (1986) et modélisation de la carte colliculaire. La figure A, représente les afférences vers et les efférences en provenance du colliculus supérieur. Chaque région du colliculus reçoit de nombreuses afférences en provenance de la rétine, et au plus elles sont proches de la fovéa au plus elles sont denses ; leur densité décroît avec l'augmentation de l'excentricité. L'on peut observer qu'il y a une correspondance directe entre les afférences provenant de la carte visuelle et les efférences provenant de la carte motrice. Les figures A et B représentent la modélisation de la carte colliculaire. La figure A représente les résultats d'un modèle isotrope des données de Robinson (1972), c'est-à-dire en supposant que la correspondance entre les zones de la carte stimulées et les points correspondants dans l'espace visuel est homogène dans toutes les directions. La figure B représente les résultats d'un modèle anisotrope des mêmes données. Source : Ottes et al. (1986).

Par ailleurs, une saccade vers une position donnée de l'espace résulte de l'activité d'une population de neurones voisins ; le profil de l'activité correspondante a une étendue constante

pour toutes les saccades (environ 1mm^2 de surface colliculaire). Tous les modèles s'accordent à dire que l'apparition d'un stimulus visuel génère une augmentation automatique de l'activité à l'emplacement correspondant dans la carte motrice et que c'est la moyenne de cette activité qui entraîne la réalisation d'une saccade d'une amplitude et direction donnée. Si deux stimuli apparaissent simultanément, deux pics d'activité vont émerger à deux emplacements, reflétant le fait que deux populations de neurones seront activées. Si les deux sites sont suffisamment proches l'un de l'autre, les deux pics d'activité vont se chevaucher et un nouveau pic d'activité va se former quelque part entre les deux sites initialement activés. Il en résultera une saccade qui atterrira entre les deux stimuli, un effet global (voir Section 3.2.1.1). Les modèles diffèrent en revanche au niveau des mécanismes qui sous-tendent cette intégration spatiale. Certains envisagent que celle-ci repose sur les interactions latérales au sein de la carte motrice, d'autres proposent une interprétation en termes de codage par population (*population coding*) ne nécessitant donc pas d'interactions latérales. Une autre différence concerne la façon dont les modèles implémentent la modulation de l'activité par des processus endogènes.

4.1.1. Mécanismes sous-jacents à l'intégration spatiale

4.1.1.1. Interactions latérales

Le premier modèle faisant intervenir les interactions latérales est celui qui a été développé par Van Opstal et Van Gisbergen (1989) pour rendre compte du phénomène de moyennage saccadique observé lors d'une stimulation double. Celui-ci propose que l'exécution d'une saccade moyenne résulte de la combinaison d'interactions locales excitatrices et d'interactions globales inhibitrices au sein de la carte motrice. Les cellules ont par défaut (c'est-à-dire lorsqu'elles sont au repos) des bouffées de décharges égales à zéro. Ce point est important car l'inhibition latérale n'est effective que sur les cellules étant déjà minimalement activées. Chaque cellule active inhibe toutes les autres cellules actives et propage son excitation aux neurones codant pour des positions voisines sur la carte.

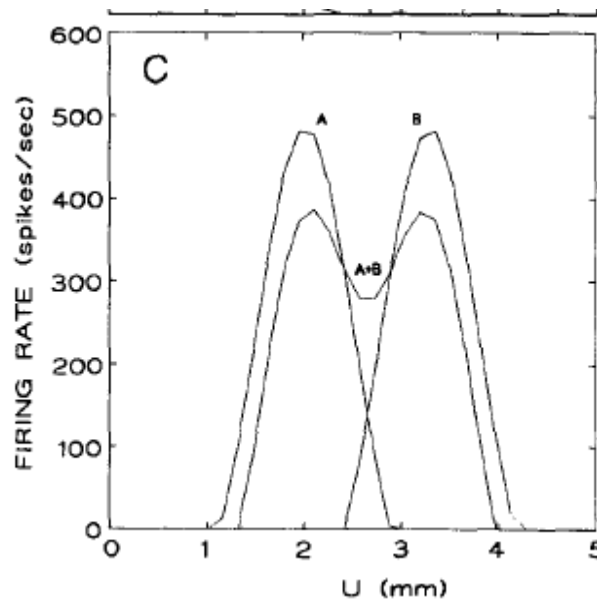


Figure 4.2 Illustration du profil d'activité des populations neuronales. Source : van Opstal et van Gisbergen, 1989

Lorsque deux zones de la carte sont stimulées, le profil d'activité est modifié du fait des interactions latérales et mène à l'apparition d'un pic d'activité à une position intermédiaire sur la carte ; ce pic a une amplitude moindre du fait de l'inhibition. La métrique de la saccade (direction et amplitude) va résulter de la sommation non linéaire des vecteurs correspondant aux neurones activés, ce qui est ni plus ni moins une moyenne pondérée de l'activité globale. Ainsi, si les deux pics ont un même niveau d'activité, la résultante est un pic centré entre les deux. Au niveau comportemental, cette activité va générer une saccade qui ne va pas mener le regard obligatoirement au centre des deux stimuli, d'autant plus si les deux stimulations sont sur l'axe horizontal et qu'une stimulation est plus proche de la fovéa, du fait du facteur de magnification fovéale. A l'inverse, si l'un des deux pics d'activité est plus fort que l'autre (ex : une zone de la carte est stimulée avec un courant électrique plus fort que l'autre zone ou bien l'un des deux objets visuels a une intensité lumineuse plus forte), le pic résultant, et donc la saccade, seront biaisés en faveur du plus fort. Ce modèle permet de rendre compte relativement fidèlement de l'effet global observé dans le cas d'une double stimulation. Cependant, l'effet des interactions latérales a été modélisé de façon statique, et c'est la critique qui a été formulée par les modèles qui ont suivi.

Ainsi, Arai, Keller et Edelman (1994) ont proposé un modèle spatio-temporel distribué rendant compte de la métrique des saccades à partir d'interactions latérales dans la carte motrice (voir aussi Arai, Das, Keller & Aiyoshi, 1999). Il est composé de deux couches

organisées en cartes topographiques, une couche visuelle qui reçoit des signaux de la rétine, et une couche motrice dont les *inputs* proviennent de la couche visuelle et qui est inhibée globalement pendant les périodes de fixation. Les connexions locales sont excitatrices (selon un gradient déterminé par la distance) et les connexions de longue portée inhibitrices. La principale originalité de ce modèle est que le poids des connexions latérales est ajusté à partir d'une procédure d'entraînement reposant sur des données recueillies par stimulation électrique chez le primate non humain. Lorsqu'un seul stimulus visuel est présenté, un groupe de neurones correspondant à la position rétinienne sur la carte rétinotopique est activé. Cela produit une réponse visuelle au niveau des couches motrices, et se résume en un seul pic d'activité. Lorsque deux stimuli sont présentés, il y a deux pics d'activités séparés au niveau des couches superficielles du colliculus supérieur. Si la distance les séparant est faible et que leur poids respectif est le même, ils se fusionnent en un pic au niveau des couches motrices ; celui-ci est peu ou prou le même que lorsqu'un seul stimulus est présenté. Il dévia la saccade vers une position intermédiaire entre les deux stimuli.

Trappenberg, Dorris, Munoz et Klein (2001) ont proposé un modèle de production des saccades, qui rend compte uniquement de la latence des saccades. Néanmoins, les auteurs formulent l'hypothèse que les interactions latérales jouent un rôle important dans la production des saccades lors d'une double stimulation, selon le même principe que celui développé par van Opstal et van Gisbergen (1989). Dans ce modèle comme dans les précédents, l'inhibition latérale serait de type exogène, immédiate et automatique. Le modèle proposé par Wilimzig, Schneider et Schoner (2006) diffère, lui, légèrement par rapport à la dynamique des inhibitions latérales. Il distingue deux cartes ou champs, une carte appelée « sélection » dépendant de la stimulation visuelle, et une carte dite « d'initiation » (du mouvement). Chaque carte comporte des couches différentes, hiérarchiquement organisées, à savoir une couche d'inhibition et une couche d'excitation. L'intégration de deux pics voisins en un seul pic, intermédiaire, se fait au niveau de la carte de sélection, principalement du fait de la diffusion locale de l'excitation. L'inhibition, qui est supposée ici plus tardive que l'excitation, permet de sélectionner parmi deux pics distants (c'est-à-dire dans le cas de stimuli éloignés). Elle tend aussi à réduire l'effet global lors de départs retardés de la saccade. Malgré le délai pour la mise en place de l'inhibition, celle-ci ne serait pas d'origine endogène, car elle serait purement la résultante d'interactions latérales.

4.1.1.2. Codage par population (sans interactions latérales)

Deux hypothèses ont été formulées pour rendre compte de la direction d'une saccade : soit la direction serait déterminée par un mécanisme de type « *winner take all* », c'est-à-dire que le pic d'activité qui est le plus fort sur la carte va déterminer la direction de la saccade, soit par un mécanisme de codage par population dans lequel chaque site activé contribue à déterminer la direction de la saccade et dont le résultat sera la moyenne pondérée de chaque vecteur d'activité. Lee, Rohrer et Sparks (1988) ont testé ces deux hypothèses, et on observé qu'en désactivant pharmacologiquement la population neuronale liée à la position d'un stimulus, la direction ainsi que l'amplitude de la saccade n'était en rien modifiée, en revanche la vitesse de la saccade montrait un ralentissement. Or, si les mécanismes étaient de type *winner take all*, alors on aurait dû observer un changement dans la direction de la saccade. Lee et al. (1988) ont par ailleurs montré qu'une population neuronale activée coderait des amplitudes jusqu'à 10° d'excentricité. L'activation serait donc distribuée au niveau du colliculus supérieur.

L'hypothèse de distribution de l'activation est également soutenue par le modèle de Findlay et Walker (1999), pour qui l'effet du centre de gravité serait indéniablement une conséquence de la distribution du codage spatial au sein de la carte de saillance, située au niveau du colliculus supérieur. Ces auteurs précisent qu'une des propriétés importantes de la représentation visuelle au sein du colliculus supérieur est le fait que, bien que les cartes rétinitopiques soient très précises, le codage spatial au niveau des couches superficielles et profondes se produit de manière très répartie. Cela signifie que les champs récepteurs visuels sont grands et se chevauchent de sorte que deux stimuli présentés simultanément vont activer des populations de neurones en partie commune. Ce traitement distribué serait donc responsable de l'effet global.

Le modèle de Meeter, Van der Stigchel et Theeuwes (2010) est un intermédiaire entre les deux classes d'hypothèses concernant l'intégration spatiale. Ils postulent que l'amplitude de la saccade va être déterminée par une moyenne pondérée des vecteurs d'activité au sein du colliculus supérieur, et cela en l'absence d'interactions latérales. Leur modèle intègre néanmoins des interactions latérales. En se basant sur les données recueillies par Munoz et Istvan (1998) ils postulent que ces connexions seraient inhibitrices sur toute la carte, sauf entre les régions rostrales, entre lesquelles les connexions seraient de type excitatrices. L'inhibition latérale serait responsable de la compétition entre deux positions sur la carte, mais elle serait mise en place tardivement. Ainsi, dans le cas d'une double stimulation,

lorsque deux stimuli sont présentés de façon proches, les saccades présentant une latence courte sont dirigées au centre de gravité, et au plus la latence augmente, au plus l'on aura tendance à observer une saccade dirigée vers la cible du fait du phénomène de compétition inhibitrice.

4.1.2. Modulation endogène de l'activité colliculaire

L'objet qui va être défini comme cible pour la saccade semble dépendre de l'interaction entre deux types de signaux: des signaux endogènes reflétant les intentions, les objectifs et les croyances de l'observateur et des signaux exogènes représentant les propriétés de l'environnement. Quand l'observateur décide de choisir de la cible à atteindre la sélection est donc orientée vers un but, et de ce fait, la saccade est définie à partir de paramètres endogènes. Les différents modèles que nous venons de décrire incluent également des modulations des propriétés des saccades par des facteurs de plus haut niveau, des facteurs de type endogènes.

Dans le modèle de Findlay et Walker (1999) les niveaux 4 et 5 (voir Figure 4.3) relèvent respectivement du contrôle automatisé (c'est-à-dire inconscient et lié à des apprentissages implicites) et volontaire des saccades car l'on peut, si on le décide, supprimer une saccade, maintenir une fixation ou bouger les yeux de manière volontaire. Les influences descendantes de ces niveaux vers les niveaux inférieurs permettent de rendre compte de la modulation par des facteurs cognitifs et attentionnels, de l'activité des systèmes de fixation et de mouvement. Des processus de préparation temporelle interviennent au niveau du système de fixation en réponse à la présentation d'un stimulus qui a valeur de signal d'alarme (Ross & Ross ; 1980). D'autre part, des processus de sélection spatiale pour le guidage du regard vers une position précise modulent l'activité sur la carte de saillance. En effet, lorsqu'une cible est sélectionnée comme étant le but pour la saccade, cela va renforcer le pic d'activité à la position correspondante sur la carte de saillance, et en retour influencer sur les propriétés métriques de la saccade.

Une hypothèse essentielle dans le modèle Meeter et al. (2010) est que les influences descendantes ne sont pas seulement excitatrices, mais peuvent également inhiber la production d'une saccade vers un endroit précis. Cette inhibition est endogène, liée à la tâche et intervient uniquement après un laps de temps. Elle image les projections descendantes du

cortex préfrontal dorso-latéral vers le colliculus supérieur et permet la sélection d'une position cible.

4.2 La latence des saccades

4.2.1 Compétition Fixation/Mouvement (Findlay & Walker, 1999)

Le modèle de Findlay et Walker (1999) se fonde sur les résultats et le modèle proposés par Becker et Jürgens (1979). Ces derniers ont émis l'hypothèse que la production d'une saccade s'opère en deux étapes suite aux résultats qu'ils ont obtenus dans le paradigme de double-saut (voir Section 3.1). La première étape est un niveau décisionnel, lié à la décision du moment où les yeux doivent bouger et de la direction vers laquelle ils doivent bouger ; celle-ci est justifié par l'un de leurs résultats qui montre que la latence d'une saccade est augmentée lorsqu'un saut de la cible entraîne un changement de direction du mouvement en cours de préparation. Lorsque la décision d'initier une saccade est prise, un signal neuronal est envoyé à l'étape suivante qui se charge de calculer l'amplitude du mouvement à réaliser. L'étape du calcul de l'amplitude est complètement automatique et est relative aux informations liées à la position de la cible. Le calcul de l'amplitude n'est pas réalisé de façon instantanée, mais chaque information liée à la cible est intégrée dans une fenêtre temporelle. L'amplitude de la saccade va dépendre de cette fenêtre temporelle. Si, durant cette période, la cible change de position (et non pas de direction), l'amplitude de la saccade va être recalculée sur la base de l'intégration des deux positions de la cible. Cette hypothèse pourrait donc rendre compte des effets du centre de gravité observés dans le paradigme de double-saut. Ce modèle sépare le « où » du « quand » ; l'étape liée au « quand » serait associée au stade décisionnel et celle liée au « où » associée au calcul de l'amplitude de la saccade.

Reprenant les principes de bases du modèle de Becker et Jürgens, à savoir la dissociation entre un système temporel et un système spatial, Findlay et Walker décrivent un modèle reposant sur deux voies de contrôle séparées : la voie du « quand » (*when*) et la voie du « où » (*where*) (Figure 4.3). La voie du « où » est liée à la distribution du codage spatial au sein de la carte de saillance ; les signaux sont spatiaux et dépendants de la stimulation périphérique (voir section 4.1). Au contraire, la voie du « quand » repose sur un signal unique, cumulé, dont le niveau dépend des stimulations principalement fovéales mais aussi périphériques. La voie du « où » est appelée système de mouvement (*move center*) et la voie du « quand », système de fixation (*fixate center*), en référence aux neurones de fixation (voir Section 2). Ces deux systèmes sont en compétition permanente, compétition de type « *push-pull* », lorsqu'un système va augmenter son activité l'autre va décliner. La résolution de cette

compétition peut demander un certain temps. Tant que l'activité du système de fixation ne passe pas en dessous d'un certain seuil et que l'activité du système de mouvement au-delà d'un autre seuil, la saccade ne peut avoir lieu. C'est quand la balance entre fixation et mouvement se fait que la saccade peut être générée ; la « porte » pour l'envoi de la commande motrice est alors ouverte. Le temps nécessaire à la résolution du conflit détermine le moment où la saccade est générée et donc la latence de la saccade. Toutefois, Findlay et Walker (1999) ne supposent pas forcément que les systèmes de fixation et de mouvement correspondent strictement aux neurones du même nom au sein du colliculus supérieur. En effet, ils envisagent plutôt que le système de fixation, se trouvant principalement au niveau de la zone rostrale, puisse être reflété par l'activation des neurones omnipause au niveau du tronc cérébral.

Les stimuli visuels qui ont une influence sur le système de fixation sont spécifiquement liés à ce système. Un élément présenté au niveau de la fovéa aura une influence uniquement sur le système de fixation, tandis qu'un élément périphérique influençant le système de mouvement, pourra éventuellement avoir aussi une influence sur le système de fixation. Ce principe repose sur des observations neurophysiologiques faites sur les neurones au sein du colliculus supérieur et l'hypothèse que le système de fixation dépend de l'activité des neurones de fixation. Ce type de cellules se trouve principalement dans la zone rostrale du colliculus supérieur qui analyse la partie fovéale de la rétine (Munoz & Wurtz, 1993a-b). Toutefois, ils s'étendent de façon moins dense jusqu'à environ 10° autour de la fovéa (Ghandi & Keller, 1997), et donc pourraient être activés même lors de la présentation de stimuli périphériques. Quant au centre de mouvement, qui détermine la métrique de la saccade, il est composé en grande partie par les neurones du système saccadique (les neurones *burst* et *buildup*) qui sont supposément en plus grande majorité dans la région caudale de la carte motrice.

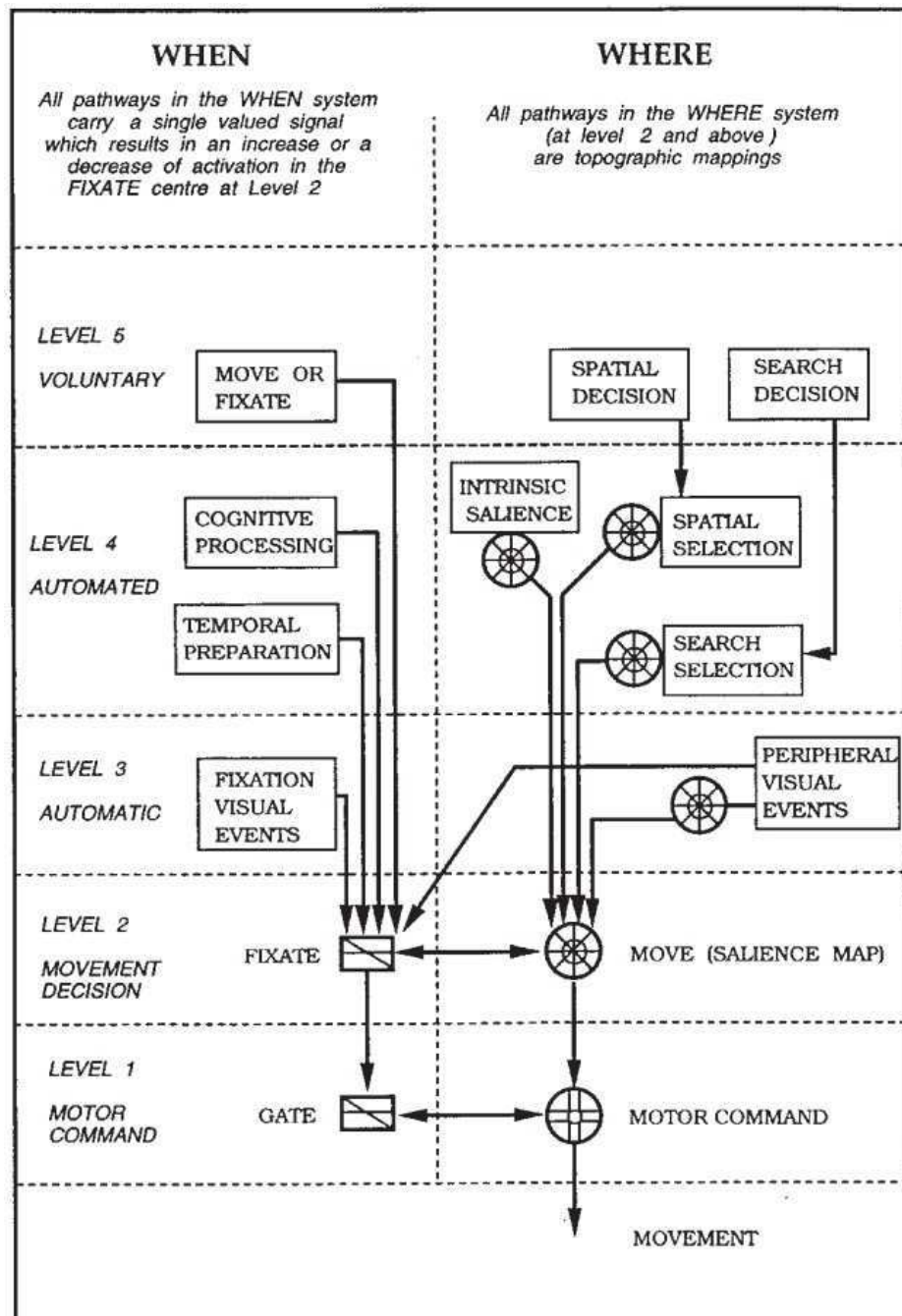


Figure 4.3. Représentation schématique du modèle de Findlay et Walker (1999). Source : Findlay et Walker (1999).

Ainsi, le facteur critique pour l'activité des deux systèmes et leur compétition, est la position rétinienne des stimuli. Lorsque les stimuli se trouvent dans la région fovéale, c'est le centre de fixation qui sera activé et le départ de la saccade sera retardé. La manipulation directe des éléments en fovéa a un effet direct aussi sur le moment d'initiation de la saccade. Dans un paradigme de type *gap*, lorsque le participant fixe un point central, le système de fixation est largement activé, mais il se désengage lorsque le point de fixation disparaît ; cela

permet le déclenchement rapide de la saccade lorsque le stimulus périphérique apparaît. L'apparition d'un stimulus en périphérie activerait le centre de mouvement et faciliterait le déclenchement d'une saccade et ce d'autant plus s'il survient lorsque le système de fixation est moins actif (voir Section 2.2.3.2). En revanche l'apparition abrupte d'un stimulus fovéal (*onset*) lorsqu'une saccade vers un stimulus périphérique est en préparation (voir Section 3.1.2) aura pour incidence de retarder le déclenchement de la saccade.

Lorsque deux stimuli sont présentés de façon simultanée, l'un au niveau du point de fixation et l'autre en périphérie, comme c'est le cas par exemple lors d'un paradigme d'*overlap*, la compétition entre le système de fixation et le système de mouvement va débiter. Il en est de même lorsqu'un distracteur éloigné est présenté (voir Section 3.2.2). Un distracteur présenté en fovéa ou à une excentricité de moins de 10° active le système de fixation et selon l'excentricité à laquelle est positionné le stimulus cible, il augmentera plus ou moins l'activité de fixation par rapport à une condition contrôle sans distracteur. Si la cible est plus excentrée que le distracteur, l'activité de fixation sera fortement augmentée et le déclenchement de la saccade sera retardé par rapport à une condition sans distracteur ; la compétition entre système de fixation et système de mouvement sera biaisée en faveur du système de fixation. Lorsque distracteur et cible sont présentés en grande périphérie, ou de façon extrême lorsqu'ils sont proximaux, la compétition est équilibrée entre les deux systèmes et penche plus rapidement en faveur du mouvement, déclenchant ainsi la saccade de façon plus rapide.

4.2.2 Interactions latérales

Plusieurs modèles rendent compte de la latence des saccades à partir de la notion d'interactions latérales. Parmi ceux-ci, on trouve les modèles de Trappenberg et al. (2001), Meeters et al. (2006) et Wilimzig et al. (2006).

4.2.2.1. Les modèles de Trappenberg et al. (2001) et Meeter et al. (2010)

L'idée centrale du modèle de Trappenberg et al. (2001) est que la production des saccades résulte de l'intégration des stimulations exogènes, et des processus endogènes au niveau de la carte de saillance (voir Figure 4.4). Contrairement à Findlay et Walker (1999), Trappenberg et ses collaborateurs ne font pas la distinction entre un système temporel (ou de fixation) et un système spatial (ou de mouvement). Toutefois, les différents types de neurones

(fixation et saccadique) jouent supposément un rôle dans la production des saccades. Par exemple, la diminution de la latence d'une saccade lors de la disparition du stimulus fovéal (*offset*), soit l'effet du *gap*, résulterait au moins en partie de la baisse de l'activité des neurones de fixation consécutive à cet événement, et l'augmentation réciproque des neurones de mouvement. L'autre composante de l'effet du *gap* serait endogène ; elle correspondrait à des processus de préparation motrice anticipée, déclenchés par le signal d'alarme que représente la disparition du point de fixation quand elle survient avant l'apparition de la cible. Cette hypothèse est donc différente de la notion de préparation temporelle proposée par Findlay et Walker (1999).

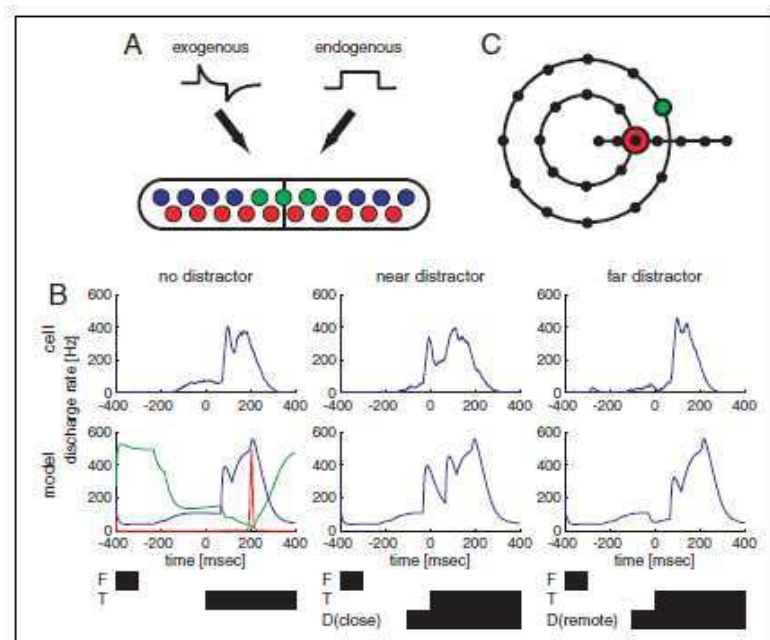


Figure 4.4. (A) Architecture du modèle de Trappenberg et al. (2001), les points verts représentent les neurones de fixation, les points bleus les neurones de type « *buildup* » et les rouges les neurones de type « *burst* » se trouvant au niveau des couches intermédiaires du colliculus supérieur. Les informations transmises aux couches intermédiaires peuvent être soit endogènes, soit exogènes, mais génèrent toutes des activités dont la distribution est une Gaussienne, comme montré sur la partie B de la figure. On peut observer qu'en fonction de la position du distracteur, les cellules vont décharger plus ou moins rapidement, et que lorsqu'un distracteur est présenté proche de la cible, les cellules vont décharger plus vite qu'en l'absence d'un distracteur.

La réelle particularité du modèle de Trappenberg et al. (2001) est d'envisager des mécanismes d'interaction compétitive et coopérative des cellules activées au sein du colliculus supérieur. L'interaction coopérative surviendrait lorsque deux stimuli (une cible et un distracteur) sont présentés proches l'un de l'autre. La saccade serait générée rapidement du

fait d'interactions excitatrices de courte portée. Inversement lorsque deux stimuli sont distants, les interactions latérales inhibitrices ralentiraient le déclenchement de la saccade ; les neurones codant différentes amplitudes de saccades entreraient en compétition. Cette explication en termes d'interactions neuronales latérales pourrait fournir une explication quant à l'effet des distracteurs éloignés (voir Section 3.2.2) dans le sens d'un effet facilitateur pour les distances courtes et d'un effet inhibiteur pour les distances longues. Ce modèle repose donc en grande partie sur les interactions latérales excitatrices et inhibitrices mises en évidence dans les différentes couches du colliculus supérieur (voir Section 2.2.3.2), et plus particulièrement les données rapportées par Olivier et al. (1999). Il est à noter que même la baisse de l'activité de fixation et l'augmentation réciproque de l'activité de mouvement supposée intervenir dans un paradigme de *gap* (voir ci-dessus) résulte ici d'interactions latérales inhibitrices entre les zones rostrale et caudale de la carte motrice.

Le modèle de Meeter et al. (2006) est redevable au modèle de Trappenberg et al. (2001). Le postulat principal est qu'une saccade est initiée lorsque l'activité des neurones omnipauses au niveau du tronc cérébral décroît, jusqu'à un certain seuil critique à partir duquel la saccade va être déclenchée. Les causes de cette diminution de l'activité ne sont pas clairement présentées. Toutefois, l'augmentation de l'activité dans les zones activées par les stimuli périphériques à quelque endroit qu'ils soient, provoquerait une inhibition de l'activité des neurones omnipauses. Selon ces auteurs, l'effet du *gap* serait le résultat de deux mécanismes complémentaires, tout d'abord un mécanisme d'activité tonique lié au signal d'avertissement provoqué par la disparition du point de fixation, donnant ainsi un indice temporel sur l'apparition de la cible, puis une deuxième composante non liée à la disparition du signal visuel. Par ailleurs, leur modèle rend également compte de l'effet des distracteurs éloignés ; il l'attribue à la compétition entre l'activité générée par la cible et l'activité générée par le distracteur. La compétition résulte principalement d'interactions latérales inhibitrices ralentissant l'activité des neurones *buildup* liés à la position de la cible, mais dépend aussi d'inhibitions en provenance du cortex préfrontal dorso-latéral.

4.2.2.2. Le modèle de Wilimzig et al. (2006)

Comme nous l'avons vu à la Section 4.1.1, le modèle de Wilimzig et al. (2006) est composé de deux cartes dont l'activité évolue en parallèle. La carte d'initiation est responsable du déclenchement de la saccade ; son activité par défaut dans la partie centrale associée à la fovéa, permet le maintien de la fixation. La carte de sélection est fonction des

stimulations visuelles; à son niveau se forme le pic principal d'activité déterminant la métrique de la saccade. Une saccade est initiée lorsque par exemple l'apparition de la cible entraîne un pic sur la carte de sélection ; par projection sur la carte d'initiation, ce pic génère une compétition avec l'activité de fixation pour finir par l'inhiber. La latence de la saccade est donc dépendante du moment où un lieu vers lequel déplacer le regard se dessine au niveau de la carte de sélection et du moment où l'activité de fixation parvient à être inhibée. Comme nous l'avons vu précédemment (voir Section 4.1), chaque carte comporte deux couches, une couche excitatrice et une couche inhibitrice (voir Figure 4.5). Lors de la présentation de deux stimuli, comme dans le cas de l'effet des distracteurs éloignés, les interactions de type inhibitrices entrent en jeu au niveau de la carte de sélection ; celles-ci interviennent entre les deux sites activés respectivement par le distracteur et la cible. Lorsque le conflit est résolu, un seul des deux pics reste actif, celui vraisemblablement associé à la cible. Cette activité est alors transmise au niveau de la carte d'initiation, et le déclenchement d'une saccade vers la cible suit. L'inhibition ici est latérale, suggérant donc que le rallongement de la saccade dû à la présence d'un distracteur éloigné est purement lié aux interactions latérales et non à l'activité du système de fixation.

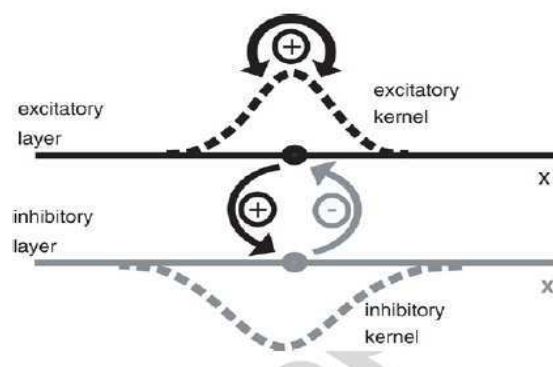


Figure 4.5. Représentation schématique des deux niveaux, inhibiteur et excitateur ainsi que des relations entre ces deux niveaux dans le modèle de Wilimzig et al. (2006). Source : Wilimzig et al. (2006)

5. Problématique

5.1 Connaissances actuelles et questions en suspend

L'ensemble des modèles de production des saccades propose de rendre compte des propriétés des saccades et d'un certain nombre de phénomènes comportementaux (voir Section 3) à partir de l'activité neuronale au sein du colliculus supérieur. Toutefois, comme nous l'avons vu à la Section 4, ces modèles diffèrent quant à leur architecture et leur façon de rendre compte de certains effets, et certaines des hypothèses proposées reposent encore sur de maigres évidences empiriques.

5.1.1. Métrique des saccades

5.1.1.1. L'effet global reflète le codage spatial au sein du colliculus supérieur

L'ensemble des modèles que nous avons passé en revue considèrent que l'effet global est un effet bas niveau, résultant de mécanismes d'intégration spatiale propres au colliculus supérieur et illustrant les propriétés fondamentales du système saccadique mises en jeu généralement pour le calcul de la métrique des saccades. Plusieurs données sont en accord avec cette hypothèse, mais il manque un certain nombre d'éléments pour valider cette hypothèse chez l'animal et plus encore chez l'homme, sans compter le fait que le point de vue alternatif selon lequel l'effet global reflète des stratégies visuelles n'a jamais été complètement écarté (voir Section 5.1.1.3).

Codage spatial distribué.

Les arguments en faveur d'une interprétation de l'effet global en termes de mécanismes colliculaires sont essentiellement tirés des travaux réalisés chez l'animal, notamment le primate non humain et le chat. L'argument principal se rapporte à la mauvaise résolution spatiale des neurones qui composent les différentes couches du colliculus supérieur et le fait que par conséquent le codage spatial s'effectue de manière distribuée au sein de cette structure. Les neurones ont en effet des champs récepteurs larges qui se chevauchent, et cela d'autant plus à mesure que les neurones codent pour des positions plus périphériques du champ visuel (Goldberg & Wurtz, 1972a; McIlwain, 1975). De plus, l'activité excitatrice au sein d'une couche tend à se répandre localement par des connexions excitatrices de courte

portée entre les neurones (McIlwain, 1982). Ainsi, lorsqu'un stimulus visuel est présenté, ce n'est pas un neurone mais toute une population de neurones qui est activée, et c'est par ailleurs l'activité d'une assemblée de neurones au sein de la carte motrice qui mène à la production d'un mouvement vers un point donné du champ visuel. Etant donné que l'amplitude et la direction de la saccade réalisée est la moyenne pondérée des amplitudes et des directions codées au sein de la population active (Lee et al., 1988), cela n'empêche pas les saccades vers des cibles isolées d'être relativement précises. Ce codage par population devrait cependant dévier le regard d'un objet cible lorsqu'il est accompagné d'autres stimuli dans le champ visuel, et par conséquent lorsque plusieurs populations de neurones voisines sont activées ; le regard devrait être tiré vers le centre de gravité de la configuration visuelle globale. C'est exactement ce que révèle l'effet global. C'est aussi ce qu'indiquent les travaux de Robinson (1972) : la stimulation électrique de deux sites au sein des couches intermédiaires/profondes entraîne l'exécution d'une saccade vers une position intermédiaire de l'espace. Néanmoins, le fait que des résultats similaires aient été rapportés pour des stimulations au niveau des champs oculomoteurs frontaux (Bruce, Goldberg, Bushnell & Stanton, 1985, Robinson & Fuchs) jette un doute sur une interprétation en termes de mécanismes purement colliculaires.

Par ailleurs, s'il s'avérait que le codage spatial diffus au sein du colliculus était responsable de l'effet global, alors on devrait observer d'une part que l'effet global ne survient que lorsque les stimuli visuels sont relativement proches spatialement. D'autre part, on devrait trouver que cette distance s'apparente (ou bien est corrélée) à la taille des champs récepteurs des neurones du colliculus supérieur, mais aussi à la portée des excitations locales au sein de la carte motrice. On devrait aussi s'attendre à ce que les propriétés des neurones en termes de forme et d'orientation produisent des variations de l'effet global au travers de l'espace visuel.

Taille des champs récepteurs : Une distance seuil pour l'effet global ?

McIlwain (1975) a observé que les neurones des couches superficielles du colliculus supérieur du chat ont des champs récepteurs de forme patatoïde, orientée horizontalement le long de l'axe médian horizontal et verticalement le long de l'axe médian vertical et ayant tendance à pointer et en direction de la fovéa (voir Figure 2.14 de la Section 2.2.3.2). De plus, les champs récepteurs de ces neurones deviennent plus gros et se chevauchent d'autant plus à mesure que les neurones codent pour des positions plus éloignées de la fovéa. La même observation réalisée par Goldberg et Wurtz (1972a) chez le singe suggère donc que l'effet

global devrait survenir entre des stimuli de plus en plus espacés à mesure que ceux-ci sont présentés dans des parties plus périphériques de la rétine. Néanmoins, un stimulus visuel entraîne l'activité d'une population de neurones au sein d'une région colliculaire de taille fixe, cela du fait de la magnification fovéale (voir Section 2.2.3.2). Ainsi, la distance maximale inter-stimuli pour un effet global, une fois convertie en coordonnées colliculaires, devrait être constante quelle que soit l'excentricité des stimuli.

La même prédiction peut être faite à partir des études ayant tenté d'estimer l'étendue des connexions horizontales, excitatrices et inhibitrices, entre les neurones des différentes couches du colliculus. Chez le primate, la portée des connexions locales excitatrices est estimée comme étant de l'ordre de 1 mm de surface colliculaire (Dorris et al., 2007) tandis que chez le chat, elles seraient au moins de l'ordre de 1.5 mm (McIlwain, 1982). Au-delà de ces distances, les connexions sont toujours présentes, mais elles deviendraient alors inhibitrices. Rappelons néanmoins que cette dissociation entre des connexions excitatrices locales et des connexions inhibitrices de longue portée ne fait pas l'unanimité (voir Section 4.2). Nous reviendrons sur ce point à la Section 5.1.1.2.

Plusieurs études comportementales ont été réalisées chez l'homme ainsi que chez le primate, afin de déterminer la séparation angulaire critique entre deux stimuli visuels présentés simultanément pour l'observation d'un effet global, mais ces études ne permettent pas de tester l'ensemble des prédictions faites à partir des propriétés des neurones du colliculus. La plupart des études montrent que l'effet global survient lorsque les stimuli sont présentés à des positions proches dans le même hémichamp. Walker et al. (1997) ont étudié de façon systématique l'influence d'un distracteur sur une saccade dirigée vers une cible présentée sur l'axe horizontal, en faisant varier la position des stimuli. Ils ont ainsi remarqué qu'il y avait une zone spécifique dans laquelle l'effet global apparaissait et que cette zone était de 20° autour de l'axe de la cible, quelle que soit son excentricité (4 ou 8° dans ces expériences). Étant donné que deux stimuli séparés par un même angle sont plus espacés à mesure qu'ils sont plus excentrés, cela signifie donc que l'effet global survient dans des régions de l'espace plus larges à mesure que l'on s'éloigne de la fovéa. Ce résultat est en accord avec l'augmentation de la taille des champs récepteurs des neurones du colliculus, à mesure qu'ils codent pour des positions plus excentrées (voir ci-dessus).

Conformément à ce résultat, d'autres études ont montré que l'effet global survient uniquement dans un cône donné à partir de la fovéa. Toutefois, celles-ci suggèrent que l'effet global survient dans des régions de l'espace visuel s'étendant au-delà de 20°. Ottes et al.

(1985) ont observé que lorsque les stimuli étaient présentés dans le même hémichamp, mais en miroir de part et d'autre de l'axe horizontal, l'effet global pouvait survenir pour des séparations angulaires entre cible et distracteur de 30° et voir même de 60° ; lorsque la séparation était plus importante, c'est-à-dire 90°, le pattern de réponse observé était alors bimodal, c'est-à-dire qu'un léger effet du centre de gravité était toujours présent mais que les saccades étaient dirigées préférentiellement vers l'un ou l'autre des stimuli (voir aussi Chou et al., 1999). Néanmoins, les effets observés par Ottes et al. (1985) ont été remis en question par He et Kowler (1989) qui ont proposé que leurs résultats seraient purement l'effet de facteurs endogènes liés aux attentes des participants (voir Section 5.1.1.3).

Par ailleurs, d'autres études se sont intéressées à tester l'effet global le long de l'axe horizontal. Elles révèlent que l'excentricité des stimuli joue également un rôle ; plus le distracteur apparaît proche de la fovéa, plus il dévie le regard de sa cible (Findlay, 1982 ; Coëffé & O'Regan, 1987). Ces résultats suggèrent donc que la sur-représentation ou magnification de l'information fovéale au niveau du colliculus supérieur (et éventuellement au niveau du cortex visuel) intervient dans le calcul de la métrique de la saccade et influence donc l'effet global (Vitu, 1991). Néanmoins, il est à noter que lorsque le distracteur est présenté dans la zone fovéale, l'effet global tend à être réduit, voire quasi absent (Vitu et al., 2006). La contribution de la magnification fovéale reste donc encore mal comprise et la prédiction notée ci-dessus, selon laquelle l'effet global survient dans une zone de taille fixe au sein de la carte colliculaire, c'est-à-dire une fois la magnification fovéale prise en compte n'a pas encore été directement testée. En effet, il apparaît que seule la manipulation conjointe de l'excentricité des stimuli (cible et distracteur) et de leur séparation angulaire le long et au travers des différents axes permettrait de répondre à cette question. Or aucune étude de ce type n'a été réalisée à ce jour.

Orientation des champs récepteurs : Un effet global inter- hémichamps ?

Comme nous l'avons rappelé ci-dessus, les champs récepteurs des neurones codant pour des stimuli sur ou bien proches de l'axe médian horizontal tendent à être allongés horizontalement, alors que ceux codant pour le méridien vertical tendent à être allongés verticalement. De plus, Goldberg et Wurtz (1972a) ont rapporté que les champs récepteurs de certains des neurones proches de la représentation de l'axe médian vertical ont tendance à déborder sur l'hémichamp visuel contralateral, suggérant donc que les stimuli présentés sur ou bien proches de l'axe vertical se projettent sur les deux colliculi. Dans sa revue de question,

McIlwain (1991) indique par ailleurs, qu'il en est de même pour les champs de mouvement des neurones des couches profondes. Ce résultat est compatible avec la proposition faite par Robinson (1972), selon laquelle les saccades verticales seraient générées grâce à l'activité conjointe des deux colliculi. Il entraîne par ailleurs la prédiction suivante, à savoir qu'un effet global devrait pouvoir être observé lorsque deux stimuli sont présentés en miroir, de part et d'autre du méridien vertical. Il se traduirait alors par l'exécution d'une saccade verticale, tout comme l'effet global qui résulte de la présentation de deux stimuli de part et d'autre du méridien horizontal, favorise l'exécution d'une saccade horizontale.

Néanmoins, deux points sont à noter. Premièrement, du fait de l'orientation respective des neurones codant pour l'horizontale et la verticale, l'effet global observé dans de telles conditions, devrait être moindre comparativement à l'effet global le long de chacun des méridiens. Deuxièmement, il est fort probable que l'effet soit plus faible pour les saccades verticales que pour les saccades horizontales, étant donnée les différences en termes de connexions inter- et intra-colliculaires. Les études neurophysiologiques ont en effet montré que les connexions horizontales au sein des différentes couches du colliculus supérieur ne se limitaient pas aux connexions entre les parties rostrale et caudale d'un colliculus. Cependant, les fibres qui traversent l'espace commissural entre les colliculi seraient principalement inhibitrices, à l'exception des connexions entre les zones rostrales, qui elles seraient excitatrices (Munoz & Istvan, 1998). Il est possible que des connexions entre les deux colliculi jouent un rôle dans l'exécution des saccades verticales, comme l'ont suggéré Olivier et al. (1998). Néanmoins, à notre connaissance, il n'y a pas à ce jour d'évidence pour des connexions excitatrices inter-colliculi, ce qui laisse à penser que l'effet global au travers des hémichamps droits et gauche pourrait être moindre que celui observé au sein d'un hémichamp. En effet, ce dernier est vraisemblablement sous-tendu et/ou renforcé par des connexions excitatrices au sein d'un même colliculus (van Opstal & van Gisbergen, 1989).

Les études réalisées jusqu'à présent ne permettent pas de dire si ces prédictions sont vérifiées. Les seuls travaux portant sur l'effet global avec des stimulations en miroir autour du méridien vertical suggèrent l'absence complète d'un effet global bilatéral, tout au moins dans des conditions où la cible apparaît dans une direction prédictible et des stratégies visuelles ne peuvent intervenir (He & Kowler, 1989 ; Watanabe, 2001 ; voir Section 5.1.1.3.). Cependant, l'absence de conditions contrôles parfaitement adaptées dans l'étude de He et Kowler (1989), empêche d'affirmer l'absence d'un effet global bilatéral. Par ailleurs, comme nous l'avons vu ci-dessus, l'effet global rapporté par Ottes et al. (1985) entre les hémichamps haut et bas est

sujet à controverse, et les résultats de Walker et al. (1997) ne sont pas assez détaillés pour permettre une comparaison entre l'effet global le long et au travers de l'axe horizontal. Ces questions méritent d'être abordées de façon systématique, et cela aussi dans le but de clairement définir un seuil maximal de séparation angulaire entre les stimuli présentés contralatéralement pour l'effet du centre de gravité.

5.1.1.2. L'effet global : Un rôle des interactions latérales ?

Comme nous l'avons exposé à la Section 4.1, il reste un point essentiel sur lequel les différentes hypothèses rendant compte de la métrique des saccades, n'ont pas encore levé le voile. Il s'agit des déterminants de l'intégration spatiale des stimuli au niveau de la carte colliculaire. En effet, il reste indéterminé si ce mécanisme d'intégration spatiale repose sur des interactions latérales, d'une part locales et excitatrices et d'autre part distantes et inhibitrices (van Opstal & van Gisbergen, 1989 ; Arai et al., 1994 ; Wilimzig et al., 2006 ; voir aussi Trappenberg et al., 2001), ou bien s'il reflète simplement un codage par populations neuronales au sein de la carte de saillance (Findlay & Walker, 1999 ; Meeter et al., 2010).

L'interprétation en termes d'interactions latérales est largement acceptée. Elle s'appuie sur un certain nombre de travaux électrophysiologiques ayant révélé l'existence et les propriétés des connexions horizontales au sein des différentes couches du colliculus supérieur (voir Section 2.2.3.2). Il ne semble pas que l'existence d'interactions excitatrices, comme celles mises en évidence par McIlwain (1982) au sein des couches intermédiaires du colliculus supérieur, soit discutée. Néanmoins, certains travaux semblent remettre en cause la distinction en terme de portée des connexions excitatrices et des connexions inhibitrices. Comme suggéré par Lee et Hall (2006), ces deux types de connexions auraient une portée très petite, suggérant ainsi que l'inhibition longue portée, au moins monosynaptique, ne serait pas à l'œuvre au sein du colliculus.

Pourtant ces interactions ont été modélisées, notamment par van Opstal et van Gisbergen (1989). Leur modèle est basé sur l'hypothèse d'interactions latérales excitatrices à courte portée et inhibitrices à longue portée. Il rend compte des données de Robinson (1972) montrant le phénomène de moyennage saccadique à partir de la stimulation électrique de deux sites distincts au niveau des couches motrices intermédiaires et profondes du colliculus supérieur. Cependant, ce n'est pas parce qu'un effet global peut être prédit à partir d'interactions latérales, que ces interactions latérales sont nécessaires pour la survenue de cet

effet. Ainsi, il reste indéterminé si le chevauchement des champs récepteurs des neurones du colliculus supérieur et un simple codage par population suffisent à expliquer l'effet global.

5.1.1.3. L'effet global peut-il aussi refléter des stratégies visuelles ?

Lorsque l'on va décider d'une cible pour la saccade, il y aurait deux types de signaux qui seraient pris en compte: des signaux endogènes reflétant les intentions, les objectifs et les croyances de l'observateur et des signaux exogènes représentant les propriétés de l'environnement. Les paramètres endogènes sont liés la sélection, au but à atteindre défini par l'observateur et les différents modèles de la production saccadique incluent également des modulations des propriétés des saccades par des facteurs haut niveau, de type endogènes. Dans le modèle de Findlay et Walker (1999) deux niveaux relèvent respectivement du contrôle automatisé et volontaire des saccades et les influences de ces niveaux vers les niveaux liés aux processus de bas niveau permettent de rendre compte de la modulation par des facteurs cognitifs et attentionnels, de l'activité des systèmes de fixation et de mouvement. Par ailleurs, les processus de sélection modulent l'activité sur la carte de saillance car lorsqu'une cible est sélectionnée comme étant le but pour la saccade, cela va renforcer le pic d'activité à la position correspondante sur la carte de saillance, et en retour influencer l'amplitude des saccades. Le modèle de Trappenberg et al. (2001) prend également en compte les facteurs endogènes pour rendre compte de la programmation des saccades, mais uniquement pour rendre compte de l'effet de la prédictibilité de la position de la cible sur la latence des saccades. Selon Trappenberg et al. (2001) lorsque la position de la cible est fortement prédictible, cela pré-activerait les populations neuronales codant pour cette position et donc faciliterait le déclenchement de la saccade. On peut penser que cette activité préparatoire aurait un effet aussi sur la métrique des saccades ; celle-ci combinée aux signaux visuels exogènes déterminerait où les yeux bougent (Dorris et al., 2007).

Ainsi, au travers des différents modèles, les facteurs endogènes ont pour rôle de renforcer l'activité neuronale à la position de la cible et ainsi de faciliter sa sélection. Ils permettent donc de contrer dans une certaine mesure les mécanismes d'intégration spatiale qui entraînent nos yeux par défaut au centre de gravité de la configuration visuelle. Il n'est donc pas envisagé que des processus de haut niveau puissent entraîner la sélection d'une position intermédiaire entre une cible et un distracteur et ainsi générer un effet global. Cela ne semble pas surprenant au vu des nombreuses données suggérant que l'effet global résulte principalement de processus de bas niveau, liés à l'activité des populations neuronales au sein

du colliculus supérieur (pour des revues voir Findlay & Walker, 1999 ; Vitu, 2008 ; voir Section 3.2.1.1). Comme nous l'avons vu, le principal argument est le fait que l'effet global semble être un phénomène par défaut, qui n'est annulé que lorsque la latence de la saccade est prolongée. Un autre argument provient de l'observation faite par Coëffé et O'Regan (1987) ; ceux-ci ont montré que l'effet du centre de gravité était seulement légèrement moins important lorsque la position de la cible était prédictible (i.e. toujours la même au sein d'un bloc d'essais) que lorsqu'elle n'était pas prédictible (i.e. aléatoire au sein d'un bloc d'essais).

Néanmoins, He et Kowler (1989) ont montré en variant la probabilité d'apparition d'une cible entre deux positions possibles, que la saccade avait tendance à être déviée vers la position la plus probable de la cible dans le bloc, quelle que soit la position réelle finale de la cible (voir aussi Chou et al., 1999). De façon encore plus critique, ils ne sont pas parvenus à mettre en évidence un effet global lorsque la cible apparaissait toujours à la même position au sein d'un bloc, et ont proposé sur cette base l'hypothèse selon laquelle l'effet global serait uniquement le reflet de stratégies visuelles et motrices visant à optimiser la réalisation de la tâche. Findlay et Blythe (2009) ont aussi montré que l'effet de la tâche pouvait supprimer totalement l'effet global.

Le problème posé par les données de He et Kowler (1989) est qu'elles reposent sur des stimulations bilatérales, alors que celles de Coëffé et O'Regan (1987) reposent sur des stimulations le long de l'axe horizontal. Or comme nous l'avons décrit à la Section 5.1.1.1, les propriétés des neurones du colliculus supérieur prédisent que ces différentes configurations entraînent des effets de forces différentes et dans des régions de l'espace plus ou moins grandes. Il se peut donc que dans certaines situations, les stratégies visuelles prennent le pas sur les mécanismes de plus bas niveau, et favorisent un effet global. Ce point semble particulièrement important à déterminer car les modèles à l'heure actuelle ne présagent pas d'un tel effet global visuo-cognitif.

5.1.2. Latence des saccades

Comme pour la métrique, l'ensemble des modèles s'accorde à dire que la latence des saccades dépend principalement de mécanismes neuronaux, pour la plupart au niveau du colliculus supérieur, bien qu'ils envisagent tous la possibilité de modulations par des structures corticales et des processus cognitifs descendants. Un effet très robuste, qui est la réciproque de l'effet global est l'effet des distracteurs éloignés ; montre une augmentation de

la latence d'une saccade dirigée vers une cible lors de la présentation simultanée d'un distracteur situé en dehors d'une région de 20° autour de l'axe de la cible (Walker et al., 1997). Les différents modèles rendent compte de cet effet par des mécanismes colliculaires, bien que comme nous l'avons vu à la section 3.1.2.3, cet effet puisse être modulé par des processus endogènes. Néanmoins, il semble plus critique dans un premier temps de déterminer quels sont les mécanismes de bas niveau contribuant à la production d'une saccade à un moment donné et c'est sur ce point où les différents modèles proposés divergent.

A l'heure actuelle, deux hypothèses alternatives prédominent pour rendre compte du moment où une saccade est générée, en présence ou en l'absence d'un distracteur. La première dite de fixation suppose que le déclenchement de la saccade est déterminé par la résolution de la compétition entre l'activité d'un système de fixation et l'activité d'un système de mouvement (Findlay & Walker, 1999). La seconde hypothèse dite d'interactions latérales considère que le déclenchement d'une saccade correspond à l'aboutissement de mécanismes coopératifs et compétiteurs reposant sur des interactions latérales entre les différents sites activés au sein de la carte motrice (van Opstal & van Gisbergen, 1989 ; Arai et al., 1994 ; Trappenberg et al., 2001 ; Wilimzig et al., 2006).

La controverse se situe à deux niveaux. Le premier niveau est le niveau neurophysiologique. L'existence d'interactions latérales, tout au moins d'interactions inhibitrices de longue portée fait l'objet de polémiques, comme nous l'avons rappelé ci-dessus et comme nous l'avons exposé dans la Section 2.2.3.2. On pose la question notamment de savoir s'il existe des connexions inhibitrices monosynaptiques (Lee & Hall, 2006) et si certaines des inhibitions neuronales observées au sein du colliculus supérieur ne sont pas tout simplement l'effet d'inhibitions descendantes, provenant de structures corticales (e.g. Dorris et al., 2007). Par ailleurs, la distinction fonctionnelle entre neurones de fixation et neurones de mouvements a été remise en question sur la base d'un certain nombre d'arguments (voir Section 2.2.3.2), bien que l'existence d'un système de fixation se définissant par les projections de certains des neurones du colliculus supérieur vers les neurones omnipause de la formation réticulée reste d'actualité. Le second niveau sur lequel porte la controverse, concerne la capacité explicative des données comportementales à partir de ces deux mécanismes/propriétés neuronales. C'est sur ce niveau que nous allons nous concentrer maintenant.

5.1.2.1. L'effet des distracteurs éloignés : Distance ou excentricité relative ?

Predictions des deux modèles

Les modèles reposant sur le concept d'interactions latérales attribuent l'effet des distracteurs éloignés aux connexions inhibitrices inter- et intra-colliculaires (e.g. Trappenberg et al., 2001). Ils reposent sur le principe suivant : l'activité neuronale résultant de la présentation d'un stimulus visuel entraîne automatiquement une réduction de l'activité des neurones qui sont éloignés sur la carte motrice, ainsi que celle des neurones codant pour l'hémichamp contralatéral. Ainsi, lorsque la cible pour la saccade est présentée avec un distracteur éloigné (ipsilatéral ou contralatéral), elle voit son activité diminuée via des connexions latérales inhibitrices, ce qui a pour conséquence une augmentation de la latence. A l'inverse, si le distracteur apparaît dans le voisinage de la cible, l'activité des neurones codant pour la cible est renforcée grâce aux connexions excitatrices de courte portée, ce qui entraîne en théorie un déclenchement plus rapide de la saccade. Selon cette hypothèse, le facteur critique déterminant la latence des saccades est par conséquent la distance entre les stimuli, et plus particulièrement la distance entre les sites de la carte motrice codant pour la cible et pour le distracteur.

L'hypothèse de fixation propose que le déclenchement d'une saccade serait le résultat de la compétition entre l'activité d'un système de fixation et l'activité d'un système de mouvement. Elle rend compte de l'augmentation de la latence observée en présence d'un distracteur dit éloigné, en supposant qu'il serait l'effet du renforcement de l'activité de fixation par ce même distracteur. Etant donné que les neurones de fixation sont en plus grand nombre dans la région rostrale du colliculus, codant pour la partie fovéale de la rétine, l'effet serait maximal lorsque le stimulus serait présenté en fovéa et diminuerait graduellement à mesure que le distracteur s'en éloigne. Néanmoins, étant donné que les neurones de fixation s'étendent jusque dans la région caudale du colliculus codant pour des excentricités allant jusqu'à 10° (Gandhi & Keller, 1997), un distracteur continuerait d'avoir un effet inhibiteur tant qu'il serait présenté de façon moins excentré que la cible, dans le même hémichamp ou dans l'hémichamp opposé à la cible. Dans ce cadre, ce serait donc l'excentricité du distracteur et plus précisément le rapport entre l'excentricité du distracteur et l'excentricité de la cible qui serait le facteur critique, et non pas la distance séparant les deux stimuli.

Les données comportementales et électrophysiologiques

Comme nous l'avons exposé à la Section 3.2.2.1, l'effet des distracteurs éloignés tels qu'il a été rapporté par Walker et al. (1997), est plus vraisemblablement l'effet de l'excentricité relative des stimuli que de la distance les séparant, ce qui semble plus en accord a priori avec l'hypothèse de fixation. Que le distracteur soit présenté dans le même hémichamp ou dans l'hémichamp opposé à la cible, il entraîne un ralentissement du départ de la saccade qui diminue graduellement à mesure que le rapport entre l'excentricité du distracteur et l'excentricité de la cible augmente, pour arriver à un plateau à partir d'un ratio est de 1, c'est-à-dire lorsque le distracteur est présenté à la même excentricité que la cible ou de façon plus périphérique de la cible. Bien que ce résultat ait été confirmé dans plusieurs autres études (e.g. Griffiths et al., 2006), il n'a pas été répliqué dans plusieurs autres études (e.g. Born & Kerzel, 2008 ; Ludwig, et al., 2005 ; White et al., 2005). De plus, il reste difficile de savoir si cet effet est lié plus à la position des stimuli plutôt qu'à la distance les séparant dans l'espace colliculaire. En effet, du fait de la magnification fovéale, un distracteur se projette de façon plus éloignée de la cible sur la carte colliculaire, à mesure qu'il se rapproche de la fovéa.

Par ailleurs, les données électrophysiologiques rapportées par Dorris et al. (2007 ; voir aussi Olivier et al., 1999) semblent suggérer comme proposé par l'hypothèse d'interactions latérales que le facteur critique est bien la séparation au niveau de la carte colliculaire entre les sites activés par la cible et par le distracteur. Celles-ci montrent que la présentation d'un stimulus distracteur entraîne une inhibition de l'activité des neurones codant pour la cible lorsque la région du colliculus qu'il active est située à une distance supérieure à 1 mm du site de la cible ou bien dans l'hémichamp opposé. Inversement, le distracteur entraîne un très net renforcement de l'activité des neurones codant pour la cible lorsque la distance colliculaire est en deçà de 1 mm. De plus, ces données offrent un argument fort contre l'hypothèse d'une zone de fixation étendue, puisqu'elles indiquent qu'un distracteur éloigné de la cible inhibe l'activité à la position cible, pour des excentricités allant au-delà de 10°. White et al. (2005) ont par ailleurs montré que l'effet d'un distracteur fovéal est inversement proportionnel à sa taille, et notamment que des distracteurs couvrant une région de 36° x 36° n'entraînent aucun ralentissement du départ de la saccade. Leur résultat va aussi à l'encontre d'une zone de fixation étendue.

Ainsi, il semble encore difficile à l'heure actuelle de conclure quant au facteur critique rendant compte de l'effet des distracteurs éloignés et ainsi de conclure sur cette base plus en faveur d'une hypothèse ou d'une autre.

5.1.2.2. L'effet des distracteurs proches : Un effet facilitateur ?

Comme nous l'avons rappelé plus haut, l'hypothèse d'interactions latérales prédit qu'un distracteur présenté dans le voisinage de la cible et se projetant à moins de 1 mm du site activé par la cible, devrait faciliter le départ de la saccade. Néanmoins, Walker et al. (1997) n'ont pas observé d'effet facilitateur pour les distracteurs proximaux, ceux-ci n'ayant dans la plupart des cas aucun effet sur la latence des saccades. Néanmoins, ils ont observé dans ces cas une déviation de la position d'atterrissage de l'œil, c'est à dire un effet global. Les données de Walker et al. (1997) ne sont qu'un exemple. En effet, de nombreuses autres études ont montré qu'un distracteur présenté dans le voisinage de la cible, tend à favoriser l'émergence d'un effet global, mais ne parvient pas à accélérer le départ de la saccade.

L'effet global n'est pas incompatible avec l'hypothèse d'un rôle des excitations latérales dans la détermination de la métrique des saccades, mais le fait qu'un distracteur proximal ne parvienne pas à raccourcir la latence des saccades contredit l'hypothèse d'interactions latérales pour la latence. A l'inverse, ce résultat n'est pas incompatible avec l'hypothèse de fixation. Un distracteur présenté dans le voisinage de la cible renforcerait non seulement l'activité de fixation (lorsqu'il est moins excentré que la cible), mais aussi l'activité de mouvement (à une position intermédiaire entre la cible et le distracteur), et du fait de cette balance des activités, la latence ne serait ni rallongée, ni raccourcie. Le fait que Weber et Fischer (1994) aient trouvé que les saccades *express* effectuées vers une cible périphérique dans un paradigme de gap, étaient supprimées lorsqu'un distracteur était présenté dans la zone fovéale ipsilatérale, alors même que sa distance par rapport à la cible était faible, confirme cette notion de balance entre activité de fixation et activité de mouvement ; ici, elle pencherait pour la fixation. Le résultat de Weber et Fischer (1994) suggère par ailleurs que la position rétinienne des stimuli joue un rôle primordial dans la détermination de la latence des saccades.

5.1.2.3. Autres éléments en faveur de l'hypothèse de fixation

Walker et al. (1997) ont proposé un argument fort contre l'hypothèse des interactions latérales. Partant du principe que les fibres connectant les deux colliculi doivent

obligatoirement traverser la commissure, ils ont supposé que l'effet inhibiteur d'un distracteur contralateral sur la latence de la saccade serait moins important dès lors que sont trajet nécessitera plus de temps. Or, leurs données, dans le cas d'un distracteur présenté dans la zone fovéale, ont révélé que le ralentissement du départ de la saccade était du même ordre avec un distracteur controlatéral ou ipsilatéral.

Par ailleurs, un certain nombre de données montrant l'effet particulier des stimulations de la région fovéale semblent favoriser l'hypothèse d'un système de fixation. De manière générale, comme nous l'avons vu dans la Section 3.1.2.1, tout stimulus, qu'il s'agisse d'un distracteur ou bien d'une cible tend à allonger les latences des saccades lorsqu'il est présenté dans la région fovéale. Par exemple, Kaleznykas et Hallet (1994) ont constaté une latence augmentée pour les cibles présentées jusqu'à une excentricité de $.75^\circ$ ($.5^\circ$ selon Goldring & Ficher, 1997).

5.2 Objectifs de la thèse

5.2.1. Buts et approche

L'objectif de ce travail de thèse était de mettre à l'épreuve les modèles de programmation saccadique en ce qui concerne la métrique et la latence des saccades dans le cas de la visée d'une cible en contexte visuel. Les recherches menées se concentraient donc sur deux effets observés dans ces conditions, l'effet global d'une part, et l'effet des distracteurs éloignés d'autre part. Pour la métrique, elles visaient à

(1) tester l'hypothèse générale selon laquelle l'effet global reflète le codage spatial distribué au sein du colliculus supérieur, en s'intéressant notamment à cartographier au travers du champ visuel la distance critique entre deux stimuli pour un effet global et à déterminer si ces champs dits d'intégration spatial ont des propriétés (orientation et taille) similaires aux champs récepteurs des neurones du colliculus supérieur,

(2) dissocier les modèles en testant le rôle des interactions latérales, et

(3) réexaminer l'hypothèse selon laquelle l'effet global pourrait au moins dans certaines conditions être principalement l'effet de stratégies visuelles.

Pour la latence, les travaux menés avaient pour objectifs de

(1) déterminer si la variable critique à prendre en compte pour l'effet des distracteurs éloignés est la distance séparant les deux stimuli ou alors leurs positions rétinienne, et ainsi

distinguer entre les deux hypothèses alternatives rendant compte de l'effet des distracteurs éloignés, à savoir l'hypothèse des interactions latérales et l'hypothèse de fixation, et

(2) définir de façon plus précise l'effet des distracteurs proximaux sur la latence des saccades, en cherchant à définir les conditions favorisant un effet facilitateur ou bien inhibiteur de ces distracteurs, cela afin notamment de préciser l'hypothèse de fixation.

L'ensemble des études réalisées reposait sur l'utilisation d'un paradigme de double stimulation visuelle relativement simple, dans lequel une cible pouvait apparaître seule (condition contrôle) ou accompagnée simultanément d'un distracteur (condition expérimentale). On mesurait systématiquement l'effet de ce distracteur sur la latence et la métrique des saccades par comparaison entre ces deux conditions. Afin de ne pas entraîner de biais liés à des facteurs de haut niveau, la direction de la cible et sa position relative par rapport au distracteur était maintenue constante au sein d'un bloc d'essais, sauf lorsque le facteur de prédictibilité était un facteur manipulé (voir Chapitre 4). L'autre dénominateur commun était l'utilisation d'une approche paramétrique de l'effet du distracteur sur les propriétés des saccades. Cette approche se justifiait par la recherche d'un seuil de distance pour l'effet global en corrélation avec la taille des champs récepteurs des neurones du colliculus supérieur chez le primate non humain, mais aussi par la prédiction générale de l'hypothèse d'interactions latérales selon laquelle il y aurait une distance critique en deçà de laquelle il y aurait des interactions latérales excitatrices entre les sites activés, qui aurait pour conséquence le déclenchement d'une saccade dont l'amplitude va être biaisée vers le centre de gravité. De ce fait, l'un des facteurs principaux que nous avons manipulé de façon systématique était la distance entre les stimuli. Nous avons néanmoins toujours croisé ce facteur avec une autre variable, l'excentricité des stimuli. Cela se justifiait premièrement par notre objectif de cartographier l'effet global et par le fait que les champs récepteurs des neurones du colliculus supérieur ont des tailles variables dans les différentes régions du champ visuel, mais des images de taille fixe sur le colliculus supérieur du fait de la magnification fovéale. Cela se justifiait d'autre part par notre autre objectif de distinguer entre l'hypothèse d'interactions latérales et de fixation pour la détermination des latences. En effet, la première considère que le facteur critique pour rendre compte de l'effet d'un distracteur sur la latence des saccades est la distance entre les stimuli ou plus précisément la distance séparant leur sites de projection, respectifs au sein de la carte colliculaire. A l'inverse, selon l'hypothèse de fixation, l'effet d'un distracteur sur la latence est déterminé par l'excentricité relative entre le distracteur et la cible.

5.2.2. Présentation des recherches menées et de leurs objectifs

Nos recherches ont porté principalement sur l'étude de l'effet des propriétés des stimuli sur programmation des saccades vers une cible, en prenant pour indice principal, d'une part l'effet global pour rendre compte de la métrique, et d'autre part l'effet des distracteurs éloignés pour rendre compte de la latence des saccades. La cartographie de l'effet global en relation avec les propriétés connues des neurones du colliculus supérieur se basait principalement sur les études réalisées dans les projets n°2 et n°3, bien qu'étant complétées avec les études du projet n°1. Les études du projet n°1 se sont focalisées sur l'étude de la latence des saccades, mais les résultats obtenus dans les études menées au projet n°2 ont permis de compléter nos interprétations. Les objectifs de ces trois projets sont précisés ci-dessous. Les projets et les résultats sont présentés dans les chapitres 2-4.

5.2.2.1. Projet N°1 : L'effet des distracteurs proches et éloignés

Comme nous l'avons décrit à la Section 5.1.2, les modèles rendent compte de façons différentes de l'effet des distracteurs éloignés sur la latence des saccades. Selon l'hypothèse d'un système de fixation, cet effet serait le résultat de la compétition entre un système de fixation et un système de mouvement, dont l'activation dépendrait de la position rétinienne des stimuli. A l'inverse, le modèle des interactions latérales postule que le facteur crucial à prendre en compte est la distance séparant les stimuli. Lorsque la distance est importante, comme tel est le cas dans le cadre de l'effet des distracteurs éloignés, alors l'on devrait observer une augmentation de la latence du fait d'interactions inhibitrices de longue portée, et lorsque la distance est faible, on devrait inversement observer un effet facilitateur.

L'objectif de ce premier projet était donc tout d'abord de déterminer si la variable critique à prendre en compte pour l'effet des distracteurs éloignés est la distance séparant les deux stimuli ou alors leurs positions rétiniennes. Lorsque le distracteur est présenté dans l'hémichamp opposé, les deux hypothèses prédisent une augmentation de la latence, mais selon l'hypothèse d'un système de fixation, l'augmentation de la latence serait maximale lorsque le distracteur est présenté proche de la zone fovéale et elle devrait diminuer au fur et à mesure qu'il s'en éloigne. En revanche, selon l'hypothèse des interactions latérales on s'attend à observer une augmentation de la latence quelle que soit la position du distracteur sur le champ visuel. Ces études avaient un second objectif qui était de définir de façon plus précise l'effet des distracteurs proximaux sur la latence, cela afin de tester la prédiction de l'hypothèse de fixation selon laquelle le distracteur aurait un effet différent selon sa position

rétinienne. Un distracteur fovéal est censé ralentir le déclenchement de la saccade, tandis qu'un distracteur périphérique devrait avoir un effet plus faible, soit nul ou légèrement facilitateur, selon le ratio entre cible et distracteur. Mais l'hypothèse d'interactions latérales prédit que dans le cas d'un distracteur proximal, lorsqu'il est présenté à une faible distance de la cible (inférieure à une distance de 1 mm en coordonnées colliculaires), il aurait un effet facilitateur sur le déclenchement de la saccade, et cela quelle que soit l'excentricité des stimuli.

5.2.2.2. Projet N°2 : Cartographie des champs d'intégration spatiale

Comme nous venons de le voir, le but des études réalisées au cours du projet n°1 était d'étudier principalement la latence des saccades, même si les résultats nous ont permis d'observer certains phénomènes intéressants quand à la métrique des saccades. Les études réalisées dans ce second projet avaient pour but de tester l'effet d'un distracteur sur la métrique et la latence des saccades mais pour une plus large gamme d'excentricités du distracteur et de distances entre le distracteur et la cible que lors des études réalisées lors sur premier projet. Ici, nous avons deux objectifs : tout d'abord, nous voulions tester l'hypothèse selon laquelle la métrique des saccades, et plus précisément l'effet global, reflète la distribution du codage par populations au niveau du colliculus supérieur puis, nous souhaitions tester à nouveau l'hypothèse des interactions latérales pour la détermination de la métrique et de la latence des saccades.

Pour cela nous avons manipulé conjointement la distance et l'excentricité des stimuli afin de pouvoir estimer la taille des champs d'intégration spatiale en degrés d'angle visuel à différentes positions dans l'espace. Dans un second temps, cela nous a permis, en effectuant la conversion de cette mesure en coordonnées colliculaires à partir du modèle du colliculus supérieur chez le primate développé par Ottes et al. (1986) d'estimer leur image sur le colliculus supérieur. Nous avons également manipulé la direction des stimuli, ceci dans le but d'estimer l'orientation des champs d'intégration spatiale, et donc de voir s'ils présentent les mêmes caractéristiques que les champs récepteurs des neurones du colliculus supérieur chez le chat (McIlwain, 1975) et chez le singe (Goldberg et Wurtz, 1972a).

5.2.2.3 Projet N°3 : L'intégration spatiale au travers des hémichamps et le rôle des stratégies visuelles.

Les études réalisées lors du projet n°2 nous ont permis d'estimer la taille critique en deçà de laquelle l'effet global tendait à disparaître, d'estimer la taille des champs récepteurs codant pour la position d'une cible, mais également de caractériser l'orientation de ces champs récepteurs. L'objectif ici était de tester notamment l'hypothèse d'intégration spatiale inter-colliculaire, qui a jusqu'à maintenant été peu étudiée. Les champs récepteurs des neurones codant pour des positions proches de l'axe médian vertical sont orientés verticalement et ont tendance à être à cheval sur les deux hémichamps, ce qui indique que les stimuli présentés proche de l'axe vertical ont tendance à se projeter sur les deux colliculi. Si les mécanismes inter-colliculaires sont les mêmes que les mécanismes intra-colliculaires, alors nous devrions observer les mêmes effets sur la métrique des saccades, à savoir un effet global, fonction de la distance séparant les stimuli et de l'orientation des champs récepteurs. Toutefois, He et Kowler (1989), en présentant de façon miroir deux stimuli verticalement et en faisant varier la prédictibilité de la position de la cible, ont observé que lorsque la cible et le distracteur sont présentés de part et d'autre de l'axe vertical, l'effet global ne serait pas le résultat de processus de bas niveaux, mais serait le résultat de facteurs endogènes liés à l'attente des participants.

Les études réalisées dans ce projet visaient donc à tester si effectivement un effet global pouvait être observé en stimulant les deux hémichamps de part et d'autre de l'axe vertical, et ce dans le même type de paradigme utilisé lors des études précédentes, à savoir, un paradigme cible/distracteur. Nous nous sommes également demandé si cet effet pouvait être généré purement sur la base de processus d'intégration spatiale ou bien s'il ne survenait que du fait de stratégies visuelles comme proposé par He et Kowler (1989). Pour cette raison, nous avons testé l'effet global bilatéral dans deux conditions de prédictibilité de l'hémichamp de la cible, l'une dans laquelle la prédictibilité était maximale, et l'autre dans laquelle la prédictibilité était minimale. Enfin, nous avons examiné dans quelle mesure les mêmes conclusions pouvaient être tirées pour des stimulations en miroir autour de l'axe horizontal, et ce en lien avec les études réalisées par Ottes et al. (1985).

Chapitre 2

L'effet des distracteurs proches et éloignés sur les caractéristiques des saccades :

Remise en question du modèle des interactions latérales.

1. Contexte de l'étude et Objectifs

Comme nous l'avons vu dans notre revue de question sur les modèles de production des saccades (voir Chapitre 1, Section 4), deux grandes classes d'hypothèses ont été proposées pour rendre compte des propriétés temporelles des saccades dans des scènes visuelles complexes où la cible pour la saccade n'est pas présentée seule, mais accompagnée d'un (ou plusieurs) distracteurs. Dans de telles conditions, on observe typiquement un ralentissement du départ de la saccade lorsque le distracteur est présenté en fovéa, dans l'hémichamp opposé à la cible ou bien encore de façon éloignée par rapport à la cible (au-delà de $\pm 20^\circ$ par rapport à l'axe de la cible), alors que la latence reste inchangée pour le cas d'un distracteur ipsilatéral et proximal (Lévy-Schoen, 1969 ; Ross & Ross, 1980 ; Walker et al., 1997 ; voir Chapitre 1, Section 3). La première hypothèse dite « hypothèse d'un système de fixation » rend compte de cet effet des distracteurs éloignés en supposant qu'il serait le résultat d'interactions compétitives au niveau de la carte rétinotopique du colliculus supérieur, entre les neurones de fixation qui montrent une décharge tonique lors de la fixation et les neurones de mouvements dont la décharge augmente avant et pendant une saccade (Munoz & Wurtz, 1993a, 1993b). Cette hypothèse soutenue par Walker et al. (1997) et précisée par Findlay et Walker (1999) est que la saccade va être déclenchée lorsque l'activité liée au système de fixation tombe sous un certain seuil. Ainsi, lorsqu'un distracteur est présenté au niveau de la fovéa, l'activité du système de fixation est maximale, et donc le déclenchement de la saccade est retardé de façon maximale. Lorsque le distracteur est présenté dans l'hémichamp opposé à la cible ou à une grande distance de celle-ci, c'est également l'activation des neurones de fixation qui serait responsable de l'augmentation de la latence par rapport à la condition sans distracteur. En effet, ces neurones s'étendraient dans une zone

allant jusqu'à 10° autour du centre de la fovéa, et ajouter un distracteur à la configuration contribuerait aussi à augmenter le niveau de l'activité de fixation (Gandhi & Keller, 1997).

La seconde hypothèse, dite « d'interactions latérales », ne fait pas recours à un système de fixation, mais attribue plutôt l'effet à des interactions latérales au sein et entre les colliculi supérieurs (Olivier et al., 1999; Trappenberg et al., 2001; Godijn & Theeuwes, 2002; Wilimzig et al., 2006; Meeter et al., 2010). Ici, l'effet des distracteurs éloignés serait le résultat d'une diminution de l'activité des neurones codant pour la position de la cible en raison d'une inhibition de longue distance en provenance de neurones codant pour la position du distracteur. Il a en effet été observé qu'il existe des connexions entre les neurones situés au sein de chacune des couches d'un colliculus et entre les couches correspondantes des deux colliculi et que celles-ci peuvent avoir des propriétés différentes selon leur portée (voir Chapitre 1, section 2). Ainsi, les projections intra-colliculus auraient tendance à être soit courtes et excitatrices (McIlwain, 1982 ; Meredith & Ramoa, 1998 ; Behan & Kime, 1996), soit longues et inhibitrices (Dorris et al., 2007, Munoz & Istvan, 1998; Olivier, Dorris & Munoz, 1999). Les projections entre les colliculi seraient quand à elles principalement inhibitrices, à l'exception des connexions entre les zones rostrales qui seraient uniquement excitatrices (Munoz & Istvan, 1998).

Sur la base des connaissances actuelles, ces deux hypothèses restent difficiles à départager. D'une part, les données de Walker et al. (1997) suggèrent que la variable critique pour rendre compte de l'effet est la position rétinienne des stimuli, et plus particulièrement leur position relative par rapport au centre de la fovéa. Ce résultat est compatible uniquement avec l'hypothèse de fixation, à moins que l'effet rapporté soit un effet de la distance entre les sites activés par les stimuli au sein de la carte du colliculus, du fait de la magnification fovéale. D'autre part, les données de Dorris et al. (2007) montrent que lorsqu'un distracteur est présenté en périphérie, même au-delà d'une excentricité de 10°, et à une importante distance (évaluée à plus de 1mm colliculaire) de la cible, l'activité des neurones codant pour la cible est inhibée. Ce résultat suggère contrairement aux données de Walker et al. (1997) que l'effet des distracteurs éloignés est vraisemblablement plus fonction de la distance entre les sites activés par les stimuli que de leur excentricité, tout en argumentant contre l'hypothèse d'une zone de fixation étendue.

Par ailleurs, de nombreuses études, dont celle de Walker et al. (1997) ont montré qu'un distracteur présenté dans le voisinage de la cible n'a pas d'effet sur la latence des saccades. Ce résultat est incompatible avec l'hypothèse d'interactions latérales qui prédirait au contraire un effet facilitateur sur la latence. L'hypothèse d'un système de fixation peut

rendre compte de cet effet en supposant qu'un distracteur proximal renforce non seulement l'activité de fixation, mais aussi et de façon importante l'activité de mouvement en favorisant l'émergence d'un pic d'activité intermédiaire entre les sites codant pour la cible et pour le distracteur. Ainsi, l'effet potentiellement inhibiteur du distracteur (s'il est moins excentré que la cible) est contré et la latence de la saccade reste inchangée.

Ainsi, pour faire la distinction entre l'hypothèse des interactions latérales et celle d'un système de fixation, cette première série d'expériences visait deux objectifs. Le premier était de déterminer si la variable critique à considérer pour rendre compte de l'effet des distracteurs éloignés est la distance séparant les deux stimuli présentés ou alors leurs positions sur la rétine. Les deux hypothèses prédisaient une augmentation de la latence lorsque le distracteur était présenté dans l'hémichamp opposé, mais selon l'hypothèse d'un système de fixation on s'attendait à ce que l'augmentation de la latence soit maximale lorsque le distracteur était présenté dans la zone fovéale et que son effet diminue au fur et à mesure qu'il s'en éloigne. Selon l'hypothèse des interactions latérales, on s'attendait à observer une augmentation de la latence quelle que soit la position du distracteur. Le second objectif était de mieux définir l'effet des distracteurs proches sur la latence et notamment de tester la prédiction de l'hypothèse de fixation selon laquelle le distracteur aurait un effet différent sur la latence selon son excentricité. Un distracteur proche de la fovéa devrait ralentir le déclenchement de la saccade, tandis qu'un distracteur plus périphérique devrait avoir un effet plus faible, voir même dans certains cas facilitateur, tout dépendant du rapport entre les excentricités de la cible et du distracteur (appelé au chapitre 1, ratio). Cette prédiction différait de celle faite par l'hypothèse d'interactions latérales puisque selon cette dernière, on s'attendait à ce qu'un distracteur présenté à une faible distance de la cible (inférieure à une distance de 1 mm en surface colliculaire) ait un effet facilitateur sur le déclenchement de la saccade, et cela quelle que soit l'excentricité des stimuli.

Il est à noter que l'étude de l'effet des distracteurs proximaux présentait aussi un intérêt pour la métrique. Premièrement, de par la manipulation systématique de la distance entre les stimuli et leur excentricité, elle constituait une première étape dans notre tentative de cartographier l'effet global et la taille des champs d'intégration spatiale. Deuxièmement, elle offrait éventuellement la possibilité de distinguer de façon plus précise l'hypothèse d'un système de fixation et l'hypothèse d'interactions latérales. Dans la mesure où l'on accepte l'hypothèse que les champs d'intégration spatiale forment une image de taille constante sur la carte colliculaire, l'on s'attendait à ce que l'effet global varie en fonction de l'excentricité des stimuli et disparaisse pour des séparations plus petites entre cible et distracteur. Néanmoins,

seule l'hypothèse de fixation prédisait que l'effet puisse diminuer ou disparaître lorsque le distracteur était présenté dans la zone fovéale, alors que la distance colliculaire séparant les sites activés par le distracteur et la cible était en deçà du seuil maximal pour un effet global (en théorie, à partir des données chez le singe ; 1 mm ; Dorris et al., 2007). Le nombre de neurones de mouvements étant très restreint dans cette zone et bien moindre que le nombre de neurones de fixation, la saccade ne serait alors pas déviée autant que lorsque les stimuli sont présentés tous deux en périphérie.

2. Approche expérimentale et résultats principaux

Une série de quatre études a été réalisée. Chacune reposait sur un paradigme simple dans lequel la cible pour la saccade était présentée soit seule (condition contrôle), soit accompagnée d'un distracteur présenté simultanément (condition expérimentale). Deux facteurs étaient systématiquement manipulés : l'excentricité du distracteur et la séparation angulaire entre cible et distracteur. Les stimuli étaient présentés le long de l'axe horizontal, et la cible apparaissait toujours du même côté du point de fixation dans un bloc d'essais pour éviter toute incertitude concernant sa direction dans les conditions où le distracteur était contralatéral et ainsi éviter l'intervention de processus décisionnels. De plus, elle était toujours plus excentrée que le distracteur dans les conditions de présentations ipsilatérales pour réduire dans ces cas particuliers l'incertitude associée à sa position.

La première expérience (Expérience 1) visait à répliquer les résultats précédemment observés par Walker et al. (1997) lorsque le distracteur était présenté dans l'hémichamp opposé à la cible et déterminer si le facteur critique pour l'effet des distracteurs éloignés est la position relative du distracteur et de la cible (ou ratio) comme supposé par l'hypothèse de fixation, ou alors la distance séparant cible et distracteur comme supposé par l'hypothèse d'interactions latérales. Les résultats obtenus ont montré qu'un distracteur présenté au centre de la fovéa ou dans l'hémichamp opposé à la cible augmentait significativement la latence par rapport à une condition contrôle où la cible était présentée seule. Par ailleurs, l'augmentation de la latence était fonction de l'excentricité du distracteur, mais pas de la séparation angulaire entre le distracteur et la cible. L'augmentation de la latence était maximale lorsque le distracteur était présenté au niveau du point de fixation, puis diminuait progressivement à mesure que le distracteur était présenté de façon plus périphérique, quelle que soit la séparation angulaire entre les stimuli. Les résultats obtenus dans cette première expérience ont

fourni un premier élément contre l'hypothèse d'interaction latérale telle que proposée par Trappenberg et al (2001) et favorisé ainsi l'hypothèse de fixation.

Les deux expériences suivantes (Expériences 2a et 2b) testaient l'effet d'un distracteur présenté dans le même hémichamp que la cible, en fonction de son excentricité et de la distance le séparant de la cible. Nous avons veillé à ce que la distance colliculaire séparant cible et distracteur soit inférieure à 1 mm, permettant ainsi d'optimiser le test de l'hypothèse d'interactions latérales qui prédit dans ce cas un déclenchement plus rapide des saccades quelle que soit la position rétinienne des stimuli. A l'inverse, l'hypothèse d'un système de fixation prédisait des variations des effets observés allant d'un effet inhibiteur du distracteur pour les excentricités faible jusqu'à pas d'effet du tout et éventuellement un effet facilitateur pour les excentricités les plus importantes. Les résultats obtenus ont révélé qu'un distracteur présenté dans le même hémichamp que la cible montrait un continuum d'effets en fonction de son excentricité et de façon moins importante de la distance le séparant de la cible. Un distracteur apparaissant dans une zone de 1° autour de la fovéa, ralentissait considérablement le déclenchement de la saccade, et ce quelle que soit la séparation angulaire entre les éléments. A l'inverse, un distracteur présenté en périphérie, au-delà de 2° du point de fixation n'affectait pas ou tendait à faciliter le déclenchement de la saccade lorsque la cible était présentée à une courte distance. Cette graduation des effets est difficile à réconcilier avec l'hypothèse des interactions latérales, qui prédisait du fait de la gamme des distances choisies, un effet facilitateur dans toutes les conditions, et cela d'autant plus qu'il n'y avait pas d'effet significatif de la séparation angulaire sur la latence des saccades. Par contre, les résultats étaient en accord avec l'hypothèse de fixation.

Les études précédemment réalisées prenaient en compte uniquement les effets de bas niveau de la production des saccades, et les trois expériences citées montraient des résultats en faveur d'un système de fixation plutôt qu'en termes d'interaction latérales pour rendre compte de la latence des saccades. Pourtant, il a été observé que l'effet d'un distracteur sur la latence des saccades peut être modulé par des processus descendants (Born & Kerzel, 2009) ainsi que par les attentes des participants. Etant donné que dans les expériences précédentes seulement 7 et 13% des essais présentaient la cible dans la zone fovéale de 1°, l'on pourrait objecter que l'effet inhibiteur des distracteurs proches de la fovéa résultait d'un effet de surprise de la part des participants qui portait plus systématiquement leur attention en dehors de la zone fovéale où la cible et même le distracteur étaient plus fréquemment présentés. La quatrième expérience était donc une expérience contrôle, menée dans le but de tenter de répliquer les résultats obtenus dans les expériences 2a et 2b avec un nombre de cibles présentés en fovéa

plus important (70%). Les résultats obtenus n'ont pas révélé de changement majeur des effets du distracteur, suggérant donc le rôle mineur des attentes des participants, et confirmant l'origine bas niveau des effets observés.

Il est important de noter que ces trois dernières expériences ont aussi permis de montrer des variations de l'effet global en fonction de l'excentricité des stimuli. Lorsque le distracteur était présenté dans l'hémichamp opposé à la cible, il ne déviait pas la saccade contrairement à lorsqu'il était présenté en périphérie. Un distracteur périphérique présenté à une excentricité supérieure à 2° produisait une déviation de la position d'atterrissage de l'œil vers un emplacement intermédiaire entre les deux stimuli, indiquant un effet global (Findlay, 1982). Toutefois, lorsque le distracteur était présenté proche de la fovéa, à .5° et 1°, la déviation induite était très faible, quasiment négligeable, et la saccade avait donc tendance à se rapprocher de la position de la cible. Par ailleurs, l'effet de l'excentricité du distracteur sur la précision des saccades était significatif contrairement à l'effet de la distance séparant cible et distracteur, qui ne présentait pas d'effet significatif. Ces résultats sont en accord avec l'hypothèse formulée par le modèle reposant sur l'opposition entre un système de fixation et un système de mouvement.

3. Conclusion

Contrairement aux prédictions formulées par l'hypothèse d'interactions latérales, l'effet des distracteurs éloignés mais également proximaux, sur la latence des saccades réalisées vers une cible en périphérie est fonction principalement de la position rétinienne des stimuli, et non pas de la distance angulaire séparant cible et distracteur. Il semblerait donc que la programmation temporelle des saccades soit le résultat d'un contrôle lié à un système de fixation, et que les interactions latérales jouent un rôle minimal dans la détermination de quand une saccade va être déclenchée. Notre interprétation est néanmoins mise à mal du fait de la possible absence d'une dissociation fonctionnelle entre les neurones des régions rostrale et caudale du colliculus supérieur, soit la possible non-existence des neurones de fixation (Hafed et al., 2009 ; voir Chapitre 1, Section 2). Nous avons de ce fait tenté d'expliquer nos résultats en termes de compétition de buts (Krauzlis et al., 2004), mais sans succès. Une alternative serait de supposer que la particularité des stimulations fovéales suggérée par notre étude provient des projections des neurones de la région rostrale vers les neurones omnipauses de la formation réticulée, mais cette interprétation pose problème si l'on considère que l'effet global reflète des mécanismes purement colliculaires. En effet, dans nos expériences comme

dans celles de Walker et al. (1997), l'effet du distracteur sur la métrique des saccades était la réciproque de son effet sur la latence.

On the effect of remote and proximal distractors on saccadic behavior: a challenge to neural-field models

Soazig Casteau & Françoise Vitu

Laboratoire de Psychologie Cognitive, CNRS, Université de Provence,

Marseille, France

En préparation pour soumission à :

Journal of Vision

For correspondence and reprints, please write to:

Françoise Vitu-Thibault,
Laboratoire de Psychologie Cognitive,
CNRS, Université de Provence,
Centre St Charles, Bâtiment 9, Case D,
3 Place Victor Hugo, 13331 Marseille Cedex 03.
Francoise.Vitu-Thibault@univ-provence.fr
Phone: 33 (0)4 13 55 09 96 / Fax: 33 (0)4 13 55 09 98

ABSTRACT

Two main proposals have been made to account for the latency of saccadic eye movements. The first relies on the assumption that when the eyes move is under the control of a fixation, gating system which competes with saccade-related activity. The second attributes the decision of when as well as where to move the eyes to lateral interactions within the motor map of the Superior Colliculus. A series of four experiments using the distractor paradigm was conducted to distinguish both views. These first confirmed that a remote distractor displayed at fixation or in the hemifield opposite to the saccade target delays saccade onset. They additionally revealed that a proximal distractor displayed in the vicinity of an ipsilateral saccade target shows a range of effects on saccade latency, from inhibition to facilitation depending on the stimulus configuration, while also modulating the extent of saccade averaging. Importantly, both the effects of remote and proximal distractors were found to depend primarily on the relative eccentricity of the stimuli, but not the distance that separates them, whether expressed in degrees of visual angles or millimeters of collicular space. A challenge to neural-field accounts of saccade generation, the present findings favor the fixation, gating assumption.

INTRODUCTION

Saccades are very quick, jerky, movements of the eyes which bring peripheral input onto the central, foveal part of the retina in tens of milliseconds. They are relatively accurate movements which are initiated with an average latency of about 150-175ms when the saccade-target object is presented in isolation in the periphery. However, saccadic performance is greatly reduced when the visual stimulation is slightly more complex. As originally shown in the 70's, saccade latency is increased when the target is displayed simultaneously with another stimulus in the contralateral hemifield or at fixation (Lévy-Schoen, 1969; see also Ross & Ross, 1980; 1981). Reciprocally, saccade accuracy is reduced when two (or more) spatially-proximal stimuli are presented simultaneously, the eyes being initially deviated towards the center of gravity of the global visual configuration formed by the stimuli (Coren & Hoenig, 1972; Findlay, 1982; see also Robinson, 1972). There is relative consensus on the origin of the latter, so-called, global effect. This presumably results from spatial averaging of neighboring peaks of neuronal activity in the retinotopic sensory and/or motor maps of the Superior Colliculus (SC), a subcortical structure involved in the computation of saccade parameters (see Findlay & Walker, 1999; van Opstal & van Gisbergen, 1989). However, the mechanisms responsible for when the eyes move in complex visual displays remain a matter of debate.

The controversy started with a paper published by Walker, Deubel, Schneider & Findlay (1997) who provided a detailed cartography of saccadic performance in two-stimulus visual displays, and on that basis made strong assumptions on the determinants of saccade latency. In their experiments, a saccade-target object was displayed on each trial, with or without a visually-dissimilar distractor. The target appeared at variable eccentricities on the horizontal meridian, but always in the same hemifield (left or right) in a given block of trials,

while the distractor was displayed at variable locations either in the ipsilateral or the contralateral hemifield, or at fixation. Results showed a global effect in conditions where the distractor appeared within $\pm 20^\circ$ of the ipsilateral target axis, thus when the two stimuli were spatially proximal. However, when the distractor was presented at a remote location from the target, i.e. outside the $\pm 20^\circ$ window in the ipsilateral or the contralateral hemifield, or at fixation, saccade accuracy remained unaffected, but saccade onset was greatly delayed as compared to a control condition with no distractor (see Benson, 2008, Born & Kerzel, 2008; Griffiths, Whittle & Buckley, 2006; Honda, 2005; Ludwig, Gilchrist & McSorley, 2005; Sumner, Adamjee & Mollon, 2002; Weber & Fischer, 1994; Walker, Mannan, Maurer, Pambakian & Kennard, 2000; White, Gegenfurtner & Kerzel, 2005). The time cost was maximal with a foveal distractor, and then gradually reduced as the distractor was presented more peripherally and its eccentricity more closely matched that of the target (i.e. the ratio of distractor to target eccentricity increased); it reached a minimum for ratios above 1 that is when the distractor was more eccentric than the target (see also Griffiths, Whittle & Buckley, 2006; but see White et al., 2005).

The authors accounted for the remote distractor effect in terms of competitive interactions at the level of the SC between fixation neurons, which exhibit tonic discharge during visual fixation and saccade-related neurons, which increase their discharge before and during a saccade (see Munoz & Wurtz, 1993a, 1993b). They proposed that saccades are held until fixation activity falls down below a certain threshold (see also Findlay & Walker, 1999) and that saccade onset delay in remote distractor conditions results from enhanced fixation activity. Fixation neurons have been found over an extended area, from the rostral pole region of the SC, which receives input from the 2-degree foveal area, to more caudal parts coding for eccentricities up to 10° (see Gandhi & Keller, 1997). Still, they are not evenly distributed, being more densely packed in the rostral pole region. Thus, when a distractor is displayed at

fixation, fixation activity is maximally enhanced, and saccade onset is in turn maximally delayed. Fixation activity is also enhanced when a distractor is presented in the periphery, but as the distractor becomes more eccentric and the ratio of distractor to target eccentricity increases, fixation activity competes less largely with saccade-related activity at the target location, and the distractor effect on saccade latency becomes gradually less.

Walker et al.'s (1997) fixation account of the remote distractor effect was however challenged by an alternative interpretation, which made no recourse to a fixation, gating system, but attributed the effect instead, to lateral interactions within and across the colliculi (Godijn & Theeuwes, 2002; Olivier, Dorris & Munoz, 1999; Trappenberg, Dorris, Munoz & Klein, 2001; Wilimzig, Schneider & Schoner, 2006; see also Meeter, Van der Stigchel & Theeuwes, 2010). This proposed in the framework of neural-field models, posits that saccade onset delay in remote distractor cases reflects an attenuation of saccade-related activity at the target location due to long-distance inhibition coming from neurons coding for the distractor. The first, indirect evidence for this view came from anatomical and physiological studies showing that there are horizontal connexions within and across the respective layers of the two colliculi and that these may have different properties depending on their extent. Intra-collicular projections tend to be either short and excitatory, or long and inhibitory (McIlwain, 1982; Meredith & Ramoa, 1998; see also Mize, Jeon, Hamada & Spencer, 1991; but see Lee & Hall, 2006; Watanabe, Kobayashi, Inoue & Isa, 2005), though the majority are short-distance connexions (Behan & Kime, 1996). Inter-collicular projections are mainly inhibitory, except for those shorter, rostro-rostral excitatory connexions (Munoz & Istvan, 1998 Infante & Leiva, 1986 cited by Walker et al., 1997; Wurtz, Richmond & Judge, 1980; see also Olivier, Porter & May, 1998).

The second, more direct evidence for the lateral-interaction assumption came from studies where both saccadic behavior and the activity of build-up neurons were recorded

simultaneously in a distractor paradigm (Dorris, Olivier & Munoz, 2007; see also Olivier, et al., 1999; Trappenberg et al., 2001). In these studies, the saccade target, centered on the recorded neuron's response field, was presented either alone or 100 ms after a distractor had been displayed at variable locations in the same or the opposite hemifield. Results showed that irrespective of target eccentricity (and hence the recorded neuron; eccentricity range: 1.5 to 30°), near distractors, projecting within less than about 1 mm of collicular space from the centre of the recorded neuron's response field, greatly increased neuronal activity at the target location, and often favored the execution of erroneous saccades towards the distractor location. To the opposite, distant distractors (> 1 mm) displayed in the ipsilateral or the contralateral hemifield, inhibited neuronal activity at the target, recorded site. In addition, when the distance in collicular space between distractor- and target-related sites was equated, the level of inhibition was no different for distractors presented at fixation and beyond 10° in the periphery, thus suggesting a remote distractor effect outside the extended fixation zone (but see White, et al., 2005).

Dorris et al.'s (2007) finding that distractors, wherever they appear, inhibit to the same extent distant neuronal sites in the motor map makes a strong case against the fixation hypothesis. However, a number of questions still remain unresolved, and it may be premature to favor the lateral-interaction assumption. In particular, it is not clear yet whether, as predicted by Dorris et al.'s electrophysiological findings, distance is more critical than stimulus eccentricity in determining the latency of saccades. Walker et al. (1997) reported an inverse relationship between the ratio of distractor to target eccentricity and saccade onset delay (see also Griffiths, et al., 2006; but see White et al., 2005), and it is quite unlikely that this was only an effect of inter-stimulus distance, even in collicular space that is when considering the non-homogenous visual afferent mapping property of the SC or foveal magnification (Ottes, Van Gisbergen & Eggermont, 1986). Indeed, although this makes that

stimuli closer to the fovea are further apart on the collicular map, the same collicular distance may still give rise to different ratio values. Further investigation is thus necessary to disentangle the effects of distance and stimulus eccentricity on saccade latency.

In addition, there is another critical finding which has been overlooked in previous papers, but may be worth investigating further in order to disentangle both views. This is the rather general observation that ipsilateral distractors displayed near the saccade target, fail to affect saccade latency, but consistently deviate the eyes away from the saccade target (Cohen & Ross, 1978; Deubel, Findlay, Jacobs & Brogan, 1988–Exp.2; Eggert, Sailer, Ditterich & Straube, 2002; Griffiths et al., 2006; McSorley & Findlay, 2003–Exp.1,4; Ottes, Van Gisbergen & Eggermont, 1985 –Exp. Sailer, Eggert & Straube, 20021;–Exp.2-3; Walker et al., 1997 –Exp.1a,3; see also Bompas & Sumner, 2011). Only a very few studies suggested an exception to this rather general rule; some revealed a reduction of saccade latency together with saccade averaging (Godijn & Theeuwes, 2002–Exp.1; see also Edelman & Xu, 2009), others showed an increase of saccade latency, but still a global effect (Chou, Sommer & Schiller, 1999; Sailer et al., 2002 –Exp. 1,4; see also Griffiths et al., 2006).

The quite systematic lack of an effect of proximal distractors on saccade latency is at odd with the predictions of the lateral-interaction hypothesis (Trappenberg et al., 2001). Since a distractor displayed near the saccade target increases neuronal activity in the target area (see Dorris et al., 2007) it should speed up the execution of a saccade to an intermediate location between the two stimuli. The possibility remains that saccade averaging takes time to build up and/or that local neuronal excitation does not translate into significant behavioral facilitation (see Wilimzig et al., 2006). However, as suggested by Walker et al.'s (1997) fixation assumption, this may also arise from balance between fixation- and saccade-related activities in proximal distractor conditions. Since the distractor would not only increase the level of saccade-related activity in the target area, but would also enhance fixation activity, the two

trends would cancel each others out and everything would happen as if no distractor had been displayed. Thus, it would be only rarely that the level of fixation activity would be high enough to delay saccade onset or reversely that the level of saccade-related activity would be sufficient to speed up the execution of a saccade. Given the greater density of fixation neurons in the rostral part of the SC, saccade onset delay would most likely occur when the distractor is displayed within the corresponding 2-degree foveal region; it would possibly come with a reduction of saccade averaging given the smaller number of saccade-related neurons involved. Facilitation and saccade averaging would become gradually more likely as stimulus eccentricity increases, and possibly as the stimuli are presented closer to one another.

A closer look at the above mentioned studies indicates in accordance with this view, that proximal distractors displayed at an eccentricity of 5° or more, either had no effect or only a slight facilitating influence on saccade latency (but see Chou et al., 1999), while distractors displayed at smaller eccentricities, and in fact closer to the fovea than the target, either delayed saccade onset (Griffiths et al., 2006; Sailer et al., 2002 –Exp. 1,4) or had no effect (Eggert et al., 2002; Walker et al., 1997); the global effect still remained unaffected. Weber and Fischer (1994) also reported inhibitory effects of a proximal distractor in a gap task, showing a gradual reduction of the proportion of express saccades as the distractor moved from an eccentricity of 8.5° to .5°. However, in these studies, neither the angular nor the collicular separation between the stimuli was controlled for.

Here, we thus re-investigated the effect of remote (and contralateral; Experiment 1) and proximal (and ipsilateral) distractors (Experiments 2a-b and 3) on saccadic behaviour, but with a slightly different experimental design in order to isolate the respective contributions of stimulus eccentricity and inter-stimulus distance, and better distinguish between alternative views. In addition, proximal distractors were displayed in the fovea vs. the near periphery in order to test the specific prediction of the fixation assumption that depending on the relative

levels of fixation and saccade-related activity, a distractor may show a range of effects on saccade latency, from inhibition to no effect and then facilitation, while possibly modulating saccade averaging. On the other hand, the lateral-interaction hypothesis was assessed by using angular separations between distractor and target, which, when converted in millimetres of collicular space were smaller in the case of proximal distractors and greater in the case of remote distractors than the presumed extent of short-range excitation (1 mm of collicular surface; Trappenberg et al., 2001). In addition, the effects of angular and collicular distances were contrasted, using Ottes et al.'s model of the SC for the conversion of angular into collicular distance.

MATERIALS AND METHODS

=====

In all four experiments, a singleton target stimulus was displayed either on its own (control condition) or simultaneously with a distractor on the horizontal target axis (experimental condition). Both the eccentricity of the distractor and the angular separation between distractor and target (referred to as D-T distance) were manipulated; the eccentricity of the target in both the experimental and the control conditions was derived from the combination of these two variables. In Experiment 1, the distractor was displayed at fixation (0° eccentricity) or at eccentricities ranging between .5 and 3° in the contralateral nontarget hemifield (referred to as -.5 to -3° conditions). In Experiments 2a-b and 3, it was presented in the same hemifield as a more eccentric saccade target, at eccentricities ranging between .5 and 3°, or for control either at fixation or in the opposite hemifield (0 and -.5° eccentricities). The range of angular D-T distances in Experiments 1 (4-6°) and 2-3 (.75-3°) corresponded respectively to more and less than 1mm of collicular surface, according to Ottes et al.'s (1986) model of the SC. The resulting eccentricity of the target ranged between 1 and 6° in

Experiment 1 and .25 and 6° across Experiments 2a-b and 3. A summary of the stimulus parameters in all four experiments is presented in Table 1. The target was displayed either to the left or to the right of fixation, but to minimize the uncertainty of target location, target side was held constant in a given block of trials. Distractor eccentricity and D-T distance were manipulated within blocks of trials; experimental and control trials were also randomly mixed within blocks.

Exp.	Distractor Eccentricity (°)	D-T Distance (°)	Target Eccentricity (°)	Ratio D to T eccentricity	Collicular Distance (mm)
1	-3	4	1	3.00	1.37
1	-2	4	2	1.00	1.43
1	-1	4	3	0.33	1.37
1	-0.5	4	3.5	0.14	1.30
1	0	4	4	0.00	1.19
1	-3	5	2	1.50	1.69
1	-2	5	3	0.67	1.69
1	-1	5	4	0.25	1.59
1	-0.5	5	4.5	0.11	1.50
1	0	5	5	0.00	1.37
1	-3	6	3	1.00	1.94
1	-2	6	4	0.50	1.90
1	-1	6	5	0.20	1.78
1	-0.5	6	5.5	0.09	1.67
1	0	6	6	0.00	1.54
2a	-0.5	1	0.5	1.00	0.43
2a	0	1	1	0.00	0.40
2a	0.5	1	1.5	0.33	0.35
2a	1	1	2	0.50	0.31
2a	2	1	3	0.67	0.26
2a	3	1	4	0.75	0.22
2a	-0.5	2	1.5	0.33	0.78
2a	0	2	2	0.00	0.72
2a	0.5	2	2.5	0.20	0.63
2a	1	2	3	0.33	0.57
2a	2	2	4	0.50	0.47
2a	3	2	5	0.60	0.40
2a	-0.5	3	2.5	0.20	1.06
2a	0	3	3	0.00	0.97
2a	0.5	3	3.5	0.14	0.87
2a	1	3	4	0.25	0.78
2a	2	3	5	0.40	0.66
2a	3	3	6	0.50	0.57
2b	-0.5	1	0.5	1.00	0.43
2b	0	1	1	0.00	0.40
2b	0.5	1	1.5	0.33	0.35
2b	1	1	2	0.50	0.31
2b	1.5	1	2.5	0.60	0.28
2b	2	1	3	0.67	0.26
2b	3	1	4	0.75	0.22
2b	-0.5	1.5	1	0.50	0.62
2b	0	1.5	1.5	0.00	0.57
2b	0.5	1.5	2	0.25	0.50
2b	1	1.5	2.5	0.40	0.45
2b	1.5	1.5	3	0.50	0.40
2b	2	1.5	3.5	0.57	0.37
2b	3	1.5	4.5	0.67	0.31
2b	-0.5	2	1.5	0.33	0.78
2b	0	2	2	0.00	0.72
2b	0.5	2	2.5	0.20	0.63
2b	1	2	3	0.33	0.57
2b	1.5	2	3.5	0.43	0.51
2b	2	2	4	0.50	0.47
2b	3	2	5	0.60	0.40
2b	-0.5	3	2.5	0.20	1.06
2b	0	3	3	0.00	0.97
2b	0.5	3	3.5	0.14	0.87
2b	1	3	4	0.25	0.78
2b	1.5	3	4.5	0.33	0.72
2b	2	3	5	0.40	0.66
2b	3	3	6	0.50	0.57
3	-0.5	0.75	0.5	0.25	0.3
3	0	0.75	0.75	0	0.28
3	0.5	0.75	1	0.12	0.24
3	1	0.75	1.25	0.2	0.22
3	2	0.75	1.75	0.28	0.18
3	-0.5	1	0.5	1.00	0.43
3	0	1	1	0.00	0.40
3	0.5	1	1.5	0.33	0.35
3	1	1	2	0.50	0.31
3	2	1	3	0.67	0.26
3	-0.5	2	1.5	0.33	0.78
3	0	2	2	0.00	0.72
3	0.5	2	2.5	0.20	0.63
3	1	2	3	0.33	0.57
3	2	2	4	0.50	0.47

Table 1. Set of parameters in Experiments 1, 2a-b and 3. The angular D-T distance was converted in millimetres of collicular surface, using Ottes et al.'s (1986) logarithmic mapping function of the monkey's SC. For a stimulus presented at an eccentricity, R , and at a meridional angle (or direction), ϕ , the collicular coordinate, u , as expressed from the rostral pole of the SC along the axis representing the horizontal was obtained with the following formula, $u = B_u \ln (\sqrt{R^2 + A^2 + 2AR * \cos \phi}) - B_u \ln A$, where B_u and A were constants, set at the following, 1.4 and 3 values respectively. For the particular case of contralateral distractors, which were displayed exclusively on the horizontal meridian (Experiment 1), we simply summed the estimated u coordinates of the distractor and target stimuli, which should be a reasonable approximation given that cross-collicular connexions cross the collicular commissure at the level of the horizontal meridian.

Stimulus material

In Experiments 1 and 2a, single, lower-case letters were used as target and distractor stimuli; the target was either an 'h' or a 'k', and the distractor was an 'o'. Each letter subtended about .21 degrees of visual angle at a distance of 1075 mm. In Experiments 2b and 3, stimuli were presented at a distance of 850 mm. They were geometric forms; the target was an isosceles triangle (basis: .26°, side: .23°) which was oriented either upwards or downwards, and the distractor was a circle (diameter: .20°). The stimuli, displayed in white on a black background, had a luminance of 9 cd/m².

Procedure

The experiments were run at the University of Provence. They lasted about 1.5 to 3 hours; participants ran the experiments at their own pace, most of them taking a break half way. The experiments were performed in accordance with the ethical standards laid down in the 1964 Declaration of Helsinki, and individuals gave their informed consent prior to their participation in the study.

The room was dark except for a dim indirect light source. The participant was seated in an adjustable chair in front of a computer screen. A dental print was made in order to minimize his or her head movements. Each block of trials started after setting up the eye tracker and running a calibration phase. Calibration was made using 15 points presented successively on the entire screen: five points on both diagonal axes and five points around the central horizontal axis of the screen. Participants were asked to press a button when they were fixating very precisely at the dot location. If the correlation between the actual and the estimated eye location was satisfactory (more than .99), the block of trials began. Otherwise another calibration phase was initiated.

Each trial started with the presentation of two vertically-aligned bars at the centre of the screen (see Figure 1). The participant was asked to fixate the gap in between the two bars. When the computer detected a fixation in a region of $.3^\circ$ around the fixation bars, these were removed and the stimuli (the target and the distractor in the experimental condition, and only the target in the control condition) were displayed (0-ms gap). Participants were asked to move their eyes as quickly and as accurately as possible to the target, while ignoring the distractor. Then, they performed a discrimination task on the target; they pressed the right or the left hand button depending on whether the letter was an 'h' or a 'k' in Experiments 1 and 2a, and an upward- or downward-oriented triangle in Experiments 2b and 3. To encourage participants to move their eyes precisely to the targets, button press was effective only after their eyes had crossed an invisible boundary placed 1° in front of the target (for targets displayed at an eccentricity greater than 1° only). Following button press, the stimuli were removed and two symbols (a number and a letter, 'C' or 'F') were displayed for 1 second in the lower part of the screen; these indicated respectively the trial number and whether the participant's response was correct or false. This latter, intervening phase was aimed at preventing participants to adopt some kind of a scanning rhythm, and possibly reduced the likelihood of anticipatory saccades. Following this latter phase, a new trial began. Eye-movement data were stored from the beginning of a trial (display of the initial fixation bars) until button press.

Apparatus

Eye movements were recorded using a Dual-Purkinje-Image Eye Tracker (Fourward Technologies, Inc.), which samples the right eye position every millisecond and with an accuracy of 10 min of arc. The eye tracker was connected with a 486 IBM-PC compatible computer, which recorded and analyzed the eye-movement signal and button-press responses

online. Eye-movement data were continuously sent from the first computer to a second, 486 IBM-PC compatible computer which controlled the visual presentation of the stimuli, thus allowing eye-movement contingent stimulus presentation. Eye movements were analysed online and re-processed offline, using the software developed at the Catholic University of Leuven (Belgium) by Van Rensbergen and de Troy (1993). Stimuli were displayed on a 17-inch CRT monitor with 60-Hz refresh rate. Vision was binocular.

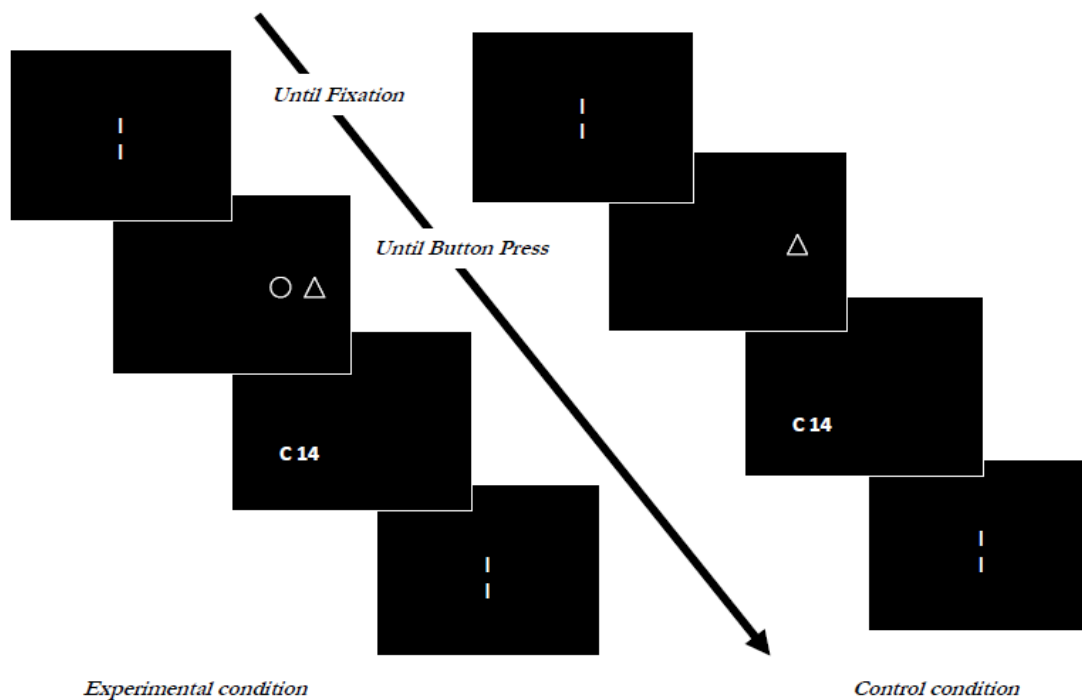


Figure 1. Sequence of events in control and experimental trials (see Materials and Methods). Stimuli were presented on the horizontal meridian. The triangle was the target to which participants were instructed to move their eyes to, and the circle was the distractor. In the last screen frame, the digits corresponded to the trial number and the letter indicated whether the participant's response was Correct or False.

Data selection & analysis

The characteristics (latency and accuracy) of the first saccade initiated after target onset were analyzed in the different conditions. Trials were selected for analysis based on the following criteria: (1) the stimuli (target or target and distractor) were displayed during a fixation and not during a saccade, (2) there was no artefact or signal irregularity in the trial,

(3) there was no blink before or after the initial saccade, (4) a saccade was indeed launched after stimulus presentation, (5) the average position of the fixation before saccade onset (as measured offline) was within less than $.5^{\circ}$ to the left or to the right of the fixation bars, and less than 1.7° above or below the center of the bars, (6) the latency of the initial saccade was longer than 80 ms in order to discard anticipatory eye movements, and (7) the saccade moved the eyes in the direction of the target.

In all analyses, means and proportions were calculated for each participant. An analysis of variance was run on the mean for each participant in each condition. For post-hoc comparisons between the different conditions, Newman-Keuls were used.

EXPERIMENT 1: THE EFFECT OF REMOTE DISTRACTORS

=====

The first experiment was an attempt to replicate the remote distractor effect and to determine whether it is mainly a function of stimulus eccentricity as predicted by the fixation assumption, or the inter-stimulus distance as predicted by the lateral-interaction account.

Methods

Observers. Eight university students, aged between 18 and 23 years, participated in this experiment. All reported having normal vision and were unaware of the purpose of the experiment.

Design. All participants run all conditions. Their data in the experimental and the control conditions were analyzed separately, using two repeated-measure designs with three and two independent variables respectively: (1) distractor eccentricity with 4 levels (-3° , -2° , -1° , $-.5^{\circ}$, 0°), (2) D-T distance with 3 levels (4, 5 or 6°), and target side with two levels (left vs. right) in the experimental condition, and (1) target eccentricity with 9 levels (1° , 2° , 3° , 3.5° , 4° ,

4.5°, 5°, 5.5° and 6°) and (2) target side with two levels (left vs. right) in the control condition. There were 20 repetitions per combination of each factor level, which resulted in a total of 960 trials (600 experimental trials and 360 control trials). These were divided into 10 blocks of 96 trials, 5 blocks where the target appeared to the right of fixation and 5 blocks where the target appeared to the left. Each block randomly mixed 60 experimental trials and 36 control trials, and all conditions in similar proportions. Half the participants started with right-target blocks, and the other half started with left-target blocks. A practice block of 24 trials was run before left- and right-target blocks respectively.

Results

Data were excluded if they did not meet the above criteria (see General Methods). Rejected trials represented 18.4% of the total number of trials across participants.

Saccade latency. In the *control condition*, the target stimulus was presented with no distractor. The mean latency of saccades in this condition did not vary depending on whether the target appeared to the left or to the right of fixation; target side had no significant effect ($F(1,7) = 1.73$) and it did not interact with target eccentricity ($F(8,56) = .85$). As shown in Figure 2a where data were represented across the two presentation sides, saccade latency was relatively stable across the range of tested eccentricities, being on average of about 175ms (range: 173 – 182 ms) except at the smallest eccentricity (1°) that is when the target was presented near fixation. In this case, saccade latency raised to an average of 195 ms. The effect of target eccentricity was significant ($F(8,56) = 4.77$, $p < .0001$), and as confirmed by post-hoc analyses, only the 1° condition differed significantly from the other eccentricity conditions.

Experiment 1

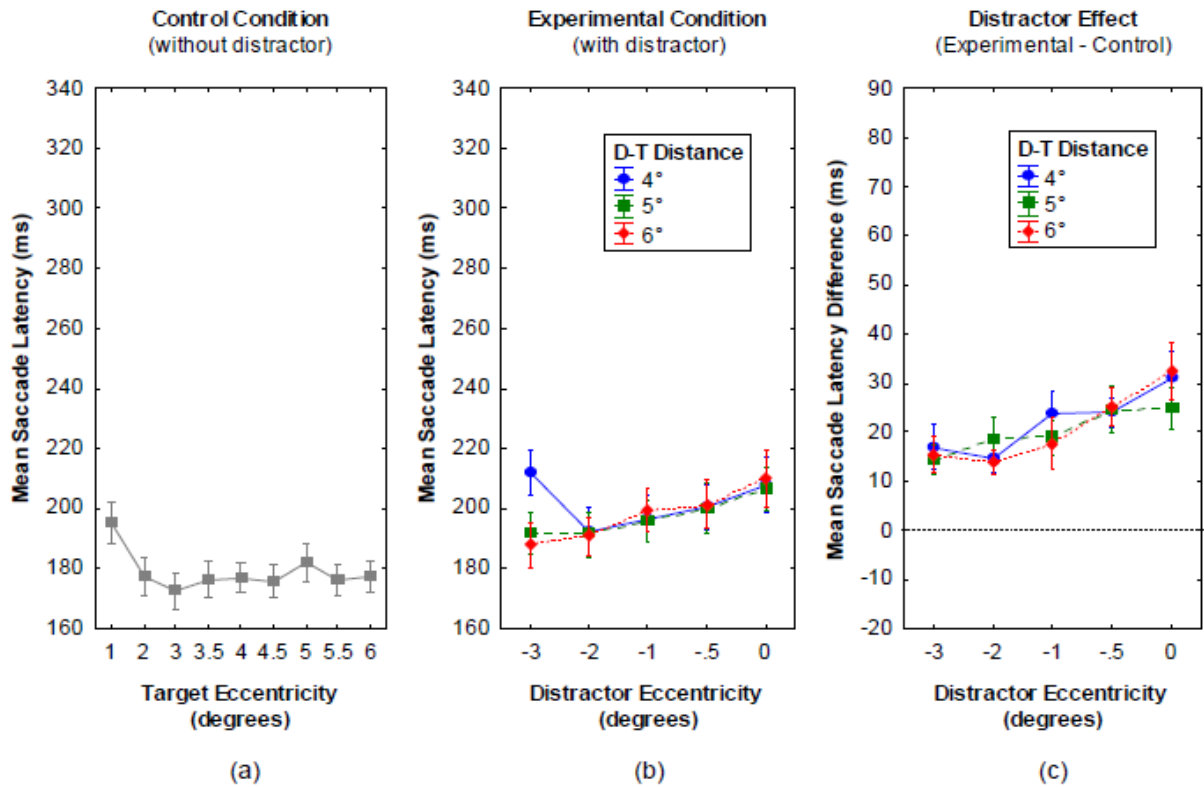


Figure 2. Saccade Latency -Experiment 1. Mean saccade latency (in ms) in the control condition (a) as a function of target eccentricity across left and right presentation sides. Mean saccade latency (in ms) in the experimental condition (b) and mean saccade latency difference between the experimental and the corresponding control condition (in ms) (c) as a function of distractor eccentricity and D-T distance across left and right presentation sides.

In the *experimental condition* where the target was displayed simultaneously with a contralateral or foveal distractor, saccade latency was on average longer than in the control condition with no distractor (199 ms). It showed again no main effect of target side ($F(1,7) = 2.34$) and no interaction of target side with the other manipulated variables (all F 's ≤ 1.39). More importantly, latency did not vary with D-T distance ($F(2,14) = 1.74$). As can be seen in Figure 2b, saccade latency was mainly a function of distractor eccentricity, being gradually shorter as the distractor became more peripheral ($F(4,28) = 3.55$, $p < .01$). The interaction between distractor eccentricity and distance was significant ($F(8,56) = 2.65$, $p < .01$), and this was due to the much longer latency (212ms) in the particular case where the distractor was presented at an eccentricity of 3° and the target, 4° away, appeared at an eccentricity of 1° in

the opposite hemifield; recall that a single target presented at an eccentricity of 1° also led to longer latencies (see Figure 2a). When the 3° distractor eccentricity condition was removed from the analysis, the interaction was not significant anymore ($\underline{F}(6,42) = .12$). Furthermore, as revealed by post-hoc analyses, the 3° (eccentricity) x 4° (distance) condition differed from the two other 3° conditions (5 and 6° distances) as well as from all three 2° conditions.

To more directly test the impact of the distractor in the different conditions, we computed for each individual and each combination of distractor eccentricity, D-T distance and target side, the difference between the mean latency of saccades in the experimental and the corresponding control condition, i.e. when the target was displayed at the same eccentricity as the target in the experimental condition. We then conducted a three-factor analysis of variance, with the *mean saccade latency difference* as a dependent variable. Again, target side had no significant effect and did not interact with the other variables (all F 's ≤ 1.34), and this time neither the effect of D-T distance nor the interaction between distance and distractor eccentricity was significant ($\underline{F}(2,14) = .43$; $\underline{F}(8,56) = .49$). The only variable which had a significant influence was the eccentricity of the distractor ($\underline{F}(4,28) = 4.75$ $p < .005$). As illustrated in Figure 2c, the distractor slowed down saccade onset irrespective of its location, but the time cost was greater for distractor eccentricities of 1° and less, being maximal when the distractor was presented at fixation. Paired-sample t -tests confirmed that 29 out of the 30 experimental conditions differed from their corresponding control condition at least at the .05 level (all t 's ≥ 2.55).

Saccade metrics. The landing position error (or difference between the eyes' initial landing position and the eccentricity of the target) was measured in the different conditions; a value of zero indicated maximal accuracy, positive values indicated that the eyes overshoot the target whereas negative values corresponded to target undershoots. As shown in Table 2a-b, saccades were relatively accurate in both the control and the experimental conditions,

undershooting the center of the target by only 1/4 degree on average (.26° and .24° respectively). In the *control condition*, the undershoot tendency gradually increased with target eccentricity ($F(8,56) = 10.76$, $p < .0001$), going from 1/10 degree for targets presented at 1° to 1/3 degree for targets displayed further than 4.5°; it remained unaffected by target side ($F(1,7) = 0.09$). In the *experimental condition*, a similar effect of target eccentricity was found as the undershoot tendency slightly increased with both the eccentricity of the distractor ($F(4,28) = 4.05$, $p < 0.01$) and the distance between distractor and target ($F(2,14) = 3.71$, $p < 0.05$). A closer look at the data however revealed that this trend was more pronounced for targets presented in the left hemifield, which tended to be overall less accurate (range: -0.1 to -0.5° and -0.1 to -0.3° in left and right conditions respectively). The effect of target side was only marginally significant ($F(1,7) = 4.74$, $p < .10$), but the interactions between target side and distance and target side and distractor eccentricity were significant ($F(2,14) = 6.93$, $p < .01$, $F(4,28) = 4.32$, $p < .001$ respectively), as well as the three-way interaction ($F(8,56) = 2.40$, $p < .05$).

(a)

		Left	Right
Target Eccentricity (°)	1	-0.03	-0.10
	2	-0.16	-0.17
	3	-0.28	-0.24
	4	-0.33	-0.23
	5	-0.32	-0.21
	6	-0.30	-0.28
	7	-0.32	-0.36
	8	-0.36	-0.41
	9	-0.30	-0.31

(b)

		-3°		-2°		-1°		-0.5°		0°	
D-T Distance (°)		Left	Right	Left	Right	Left	Right	Left	Right	Left	Right
	1	-0.08	-0.11	-0.19	-0.16	-0.27	-0.21	-0.27	-0.21	-0.34	-0.23
	2	-0.19	-0.18	-0.30	-0.25	-0.25	-0.15	-0.34	-0.24	-0.38	-0.32
	3	-0.34	-0.24	-0.26	-0.20	-0.28	-0.21	-0.37	-0.19	-0.49	-0.10

Table 2. Mean landing position error (in degrees) in the control (a) and the experimental conditions (b) of Experiment 1.

Comparison of the mean initial landing position between each experimental condition and its corresponding control revealed no clear impact of the presence of a distractor on

saccade accuracy. On average, difference values ranged between $-.2$ and $.2^\circ$ and as revealed by paired-sample t-tests, only 2 out of the 30 experimental conditions differed from their control and by only $.2^\circ$. Thus, as expected, there was no indication of a global effect in the distractor condition.

Discussion

In line with previous reports of the remote distractor effect, the present experiment showed that a distractor displayed at fixation or in the hemifield contralateral to the saccade target increased saccade latency compared to a condition with no distractor. Furthermore, it revealed that the latency increase in distractor conditions was a function of the eccentricity of the stimuli, but not the angular separation between them. Saccade onset delay was maximal with a distractor at fixation, and then gradually decreased as the distractor was presented more peripherally, irrespective of how distant distractor and target were. Thus, distance affected neither the magnitude of the distractor effect nor its relationship with distractor eccentricity. Walker et al. (1997) had previously shown that the relative eccentricity of distractor and target is critical in determining the onset time of a saccade in distractor conditions (see also Griffiths et al., 2006). However, their conclusion relied on manipulation of distractor and target eccentricities; thus, the possibility remained that the effect of stimulus eccentricity they reported was to some extent an effect of D-T distance. Here, we disentangled the effects of the two variables and confirmed in line with the authors' initial interpretation, that the critical variable is indeed the eccentricity of the stimuli, but not their angular separation. The distance between distractor and target in collicular space, that is when foveal magnification was taken into account did not contribute either. In Figure 3a, we re-plotted the latency difference (between experimental and control trials) but as a function of the estimated collicular distance between distractor and target stimuli. In contradiction with the lateral-interaction hypothesis,

the distractor effect did not increase, but decreased as the distance became greater, and this was true only across but not within each distractor-eccentricity condition. To the contrary, the latency difference decreased in a curvilinear manner with the ratio of distractor to target eccentricity (see Figure 3b), thus replicating Walker et al.'s previous report.

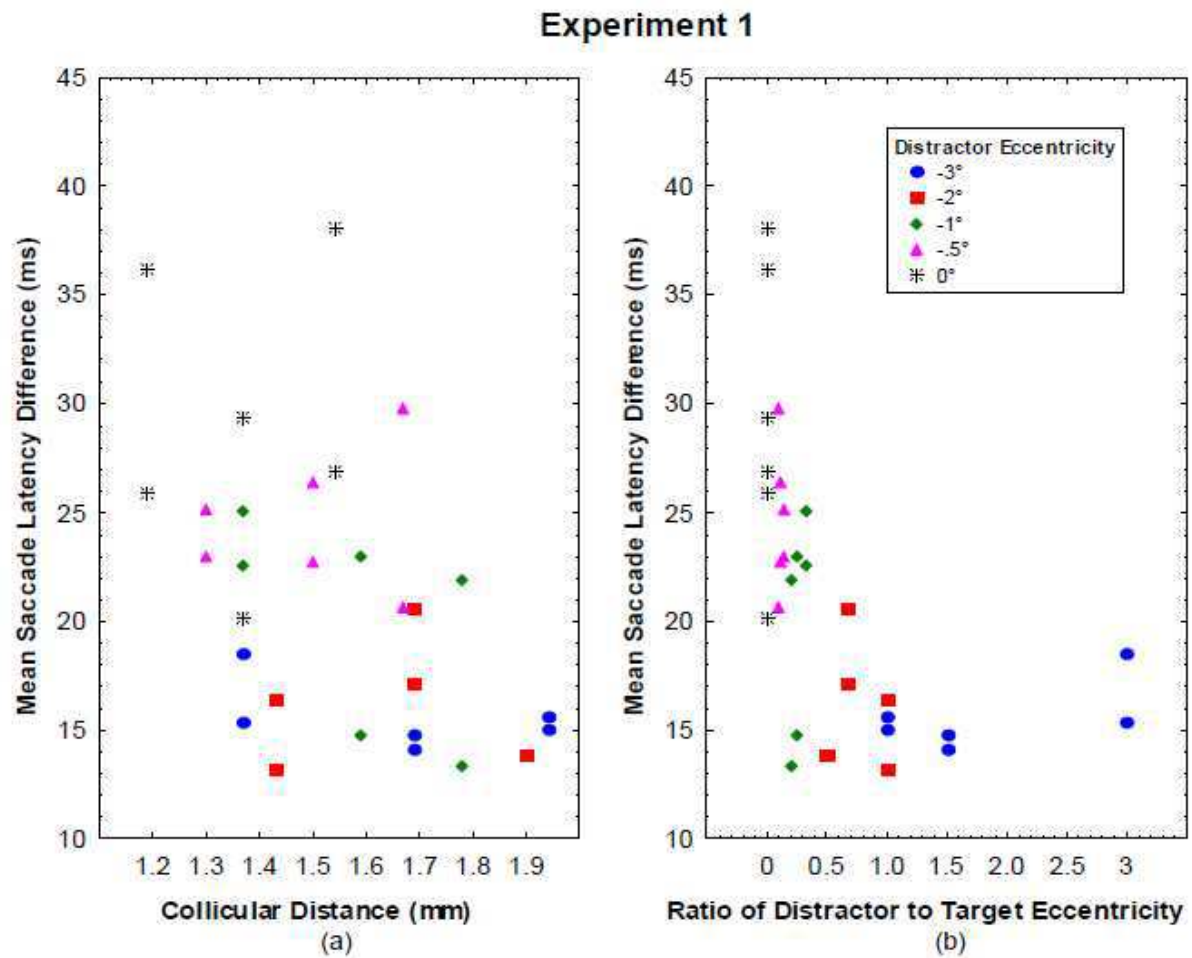


Figure 3. Mean saccade latency difference (in ms) as a function of the distance between distractor and target expressed in mm of collicular space (a) and as a function of the ratio of distractor to target eccentricity (b) for the different distractor eccentricities.

The present findings are inconsistent with the lateral-interaction hypothesis, at least in its current form (Meeter et al., 2010; Trappenberg et al., 2001; Wilimzig et al., 2006). They cannot assert that the inhibitory influence of contralateral and foveal distractors on saccade latency is not conveyed respectively by cross-collicular and rostro-caudal inhibitory connections. However, they clearly indicate that it is not the extent of the connections which

mediates the differential latency increase in different stimulus configurations. The fixation hypothesis remains a better candidate (Findlay & Walker, 1999; Walker et al., 1997). As stimuli become less eccentric, and the distractor is presented closer to the fovea than the saccade target, a greater population of fixation neurons is recruited, which raises fixation activity above the level of saccade-related activity, and shifts the balance in favour of the fixation system. The fixation assumption presents another advantage, that of accounting also for saccade latencies in the no-distractor control condition, with exactly the same basic mechanism. In this condition, saccade latency was 20 ms longer when the target was displayed at an eccentricity of 1° compared to when it was more eccentric (Kalesnykas & Hallett, 1994; Weber, Aiple, Fischer & Latanov, 1992; see also Fendrich, Demirel & Danziger, 1999). It can be hypothesized that in this particular case, the target more greatly elicited fixation in opposition with saccade-related activity, hereby delaying saccade onset.

EXPERIMENTS 2a-b: THE EFFECT OF PROXIMAL DISTRACTORS

=====

As a further test of lateral-interaction and fixation assumptions, the present experiments re-investigated the effect on saccadic performance of a distractor displayed in the vicinity of an ipsilateral saccade target, as a function of its eccentricity and its distance to the target. Since the distractor was theoretically always displayed within less than 1 mm of collicular surface from the target, the lateral-interaction hypothesis predicted that it would reduce saccade latency and favour saccade averaging in all conditions, but to greater extents for smaller D-T distances (Trappenberg et al., 2001). In contrast, the fixation assumption proposed by Walker et al. (1997) suggested that proximal distractors would show a range of effects on saccade latency, from inhibition to no effect and then possibly facilitation, as their

eccentricity increased and probably also as their distance to the target decreased; the likelihood of a global effect was expected to become gradually greater

The main difference between Experiments 2a and 2b was with respect to the tested range of distractor eccentricities and D-T distances. Other differences were only minor; they were related to the type of stimulus being used and the distance of their presentation to the participants' eyes (see General Methods). Thus, the two experiments are reported jointly.

Methods

Observers. Eight individuals responding to the same criteria as in Experiment 1 participated in each experiment. In Experiment 2a, all participants, except for the two authors, were unaware of the purpose of the experiment; two had participated in Experiment 1. In Experiment 2b, none but one (the first author of the present paper) had participated in Experiment 2a.

Design. In both experiments, participants saw all conditions and their data were analyzed using two repeated-measure designs (for the experimental and the control conditions respectively). In Experiment 2a, distractor eccentricity had 6 levels ($-.5$, 0 , $.5$, 1 , 2 and 3°), D-T distance, 3 levels (1 , 2 , or 3°), and target side, 2 levels (left vs. right). The target thus appeared at one of 10 possible eccentricities ($.5$, 1 , 1.5 , 2 , 2.5 , 3 , 3.5 , 4 , 5 , and 6°) in the right or the left hemifield in both the experimental and the control condition. Given that there were 20 repetitions of each condition, this resulted in a total number of 1120 trials (720 experimental trials and 400 control trials), divided into 10 blocks of 112 trials, 5 with a target to the left, and 5 with a target to the right.

In Experiment 2b, distractor eccentricity had 7 levels ($-.5^\circ$, 0° , and $.5$, 1 , 1.5 , 2 and 3°), D-T distance, 4 levels (1 , 1.5 , 2 or 3°), and target side, 2 levels (left vs. right); the target thus appeared in both the experimental and the control conditions at one of 11 possible

eccentricities (.5, 1; 1.5, 2, 2.5, 3, 3.5, 4, 4.5, 5 and 6°). There was a total of 1560 trials (1120 experimental trials and 440 control trials) that were divided into 20 blocks of 78 trials (10 with a right target and 10 with a left target). In both experiments, the order of the left- and right-target blocks was counterbalanced across participants, and the order of the conditions in each block was randomized. A practice block of 28 trials in Experiment 2a and 20 trials in Experiment 2b, preceded left- and right-target blocks respectively.

Results

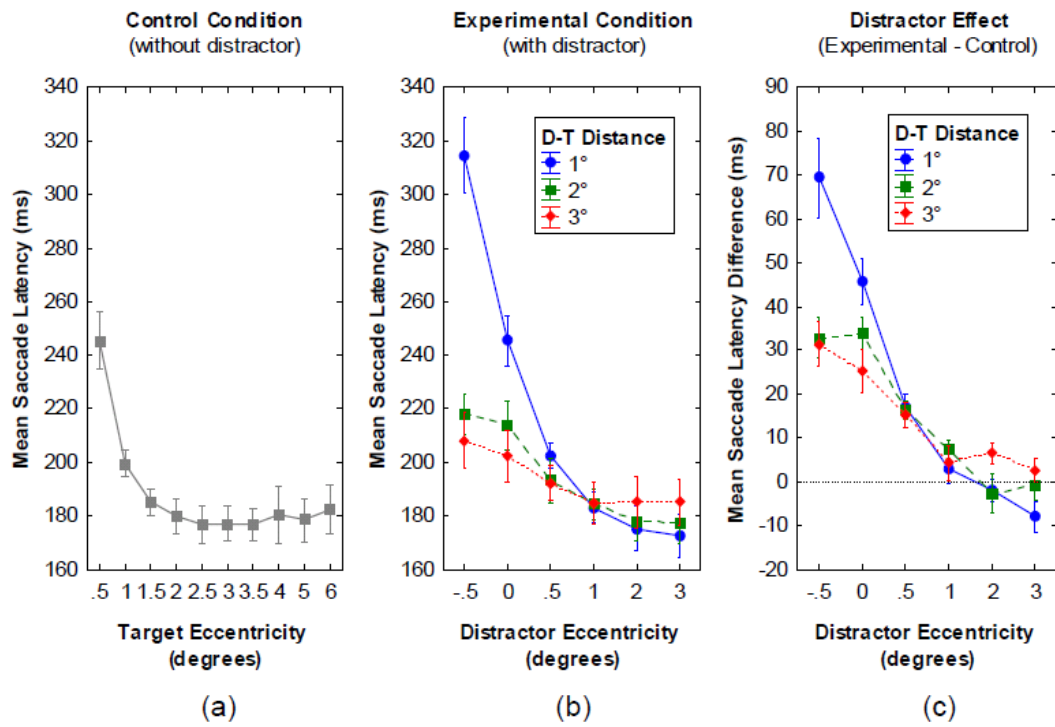
Excluded trials (see General Methods) corresponded to 16.6% and 17.3% of the total number of trials across participants in Experiments 2a and 2b respectively. The results of the two experiments were very similar. In the next sections, F values are reported systematically for both experiments, with those obtained in Experiment 2a always first.

Saccade latency. In the *control condition* with no distractor, saccade latency showed no main effect of target side ($\underline{F}(1,7) = .40$, $\underline{F}(1,7) = .24$) and no interaction between target side and target eccentricity ($\underline{F}(9,63) = 1.92$, $\underline{F}(10,70) = .79$). Thus, in Figures 4a and 4d, mean saccade latency was represented as a function of target eccentricity, but across the two target sides. Saccade latency was relatively stable across the different eccentricity conditions, being on average of about 180 ms and 185 ms (in Exp. 2a and 2b respectively), except when the target was presented near fixation; for target eccentricities of .5° and 1°, saccade latency was about 60 and 20 ms longer respectively, in both experiments. The effect of target eccentricity was significant ($\underline{F}(9,63) = 13.55$, $p < .0005$, $\underline{F}(10,70) = 20.61$, $p < .0005$), but this was due to the two smallest eccentricities; when these were removed from analysis, the effect became non significant ($\underline{F}(7,49) = 1.07$, $\underline{F}(8,56) = 1.49$). Post-hoc analyses revealed that in both experiments, the .5° eccentricity differed significantly from all other eccentricity conditions;

about the same was true for the 1° eccentricity in Experiment 2b, which differed from all, but the 1.5° eccentricity.

In the *experimental condition*, where the target appeared with a distractor, there was again no main effect of target side ($F(1,7) = .44$, $F(1,7) = .02$) and no interaction between target side and the other variables (all F 's ≤ 1.57). As shown in Figures 4b and 4e where latency data were represented across left- and right-target sides, mean saccade latency was longer when the distractor was displayed centrally (at fixation or at an eccentricity of $.5^\circ$ in the opposite or same hemifield as the target) than when it was more eccentric. In addition, within the range of central distractor locations, saccade latency gradually decreased as the distractor moved from the contralateral, $-.5^\circ$ location to the ipsilateral, $.5^\circ$ location. This trend was more pronounced for the smaller, 1° and 1.5° , angular separations between distractor and target, thus meaning that saccade latency was longer when both the distractor and the target fell in the foveal region. In the most extreme case, i.e. the distractor and the target were displayed at mirror, $.5^\circ$ locations around the vertical meridian (distance 1°), the mean saccade latency was as long as 315 / 292 ms (in Experiments 2a and 2b respectively) that is about 100 / 70 ms longer than when the distractor, at the same location, appeared with a more distant target (2 or 3° away). In contrast, when the distractor was presented outside the central region, at eccentricities ranging between 1.5 and 3° , saccade latency was mainly a function D-T distance, being slightly longer for larger distances.

Experiment 2a



Experiment 2b

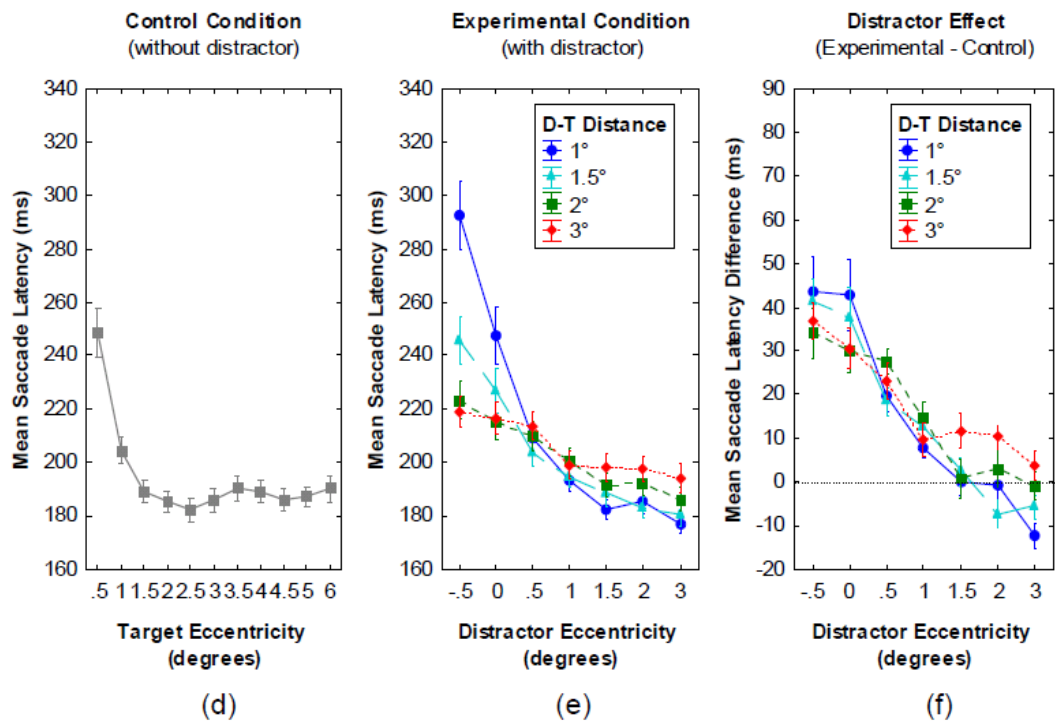


Figure 4. Saccade Latency -Experiments 2a-b. Mean saccade latency (in ms) in the control condition (a,d) as a function of target eccentricity across left and right presentation sides. Mean saccade latency (in ms) in the experimental condition (b,e) and mean saccade latency difference (in ms; c,f) as a function of distractor eccentricity and D-T distance across left and right presentation sides. The upper and lower panels present the data of Experiments 2a and 2b respectively.

Both the effects of distractor eccentricity and D-T distance were significant (Exp. 2a: $F(5,35) = 58.34$, $p < .0005$ and $F(2,14) = 13.73$, $p < .0005$, respectively; Exp. 2b: $F(6,42) = 46.87$, $p < .0005$ and $F(3,21) = 3.61$, $p < .05$, respectively), as well as their interaction ($F(10,70) = 25.09$, $p < .0005$, $F(18,126) = 20.16$, $p < .0005$). As revealed in further analyses, the effect of distractor eccentricity was significant for all tested D-T distances (all F 's > 8.17 and 16.89). For the effect of distance, it was significant for distractor eccentricities of $-.5$, 0 and 3° in Experiment 2a ($F(2,14) = 28.41$, $p < .0005$, $F(2,14) = 13.74$, $p < .0005$, $F(2,14) = 6.60$, $p < .01$; other F 's ≤ 3.10), and all but the $.5^\circ$ distractor-eccentricity condition in Experiment 2b ($F(3,21) = 1.43$; other F 's > 5.07).

The *mean saccade latency difference* between the experimental and the control conditions was computed for the different stimulus configurations. Results presented in Figures 4c and 4f show that a distractor displayed centrally (between $-.5$ and $.5^\circ$ locations) increased saccade latency as compared to the control condition with no distractor, with the time cost being greatest for contralateral, and then foveal distractors, displayed near the target (1 - 1.5° distances). Then, as the distractor was presented further towards the periphery, its impact became less, particularly in the short-distance conditions where there were even facilitation tendencies. All paired-sample t -tests contrasting each of the three central-distractor conditions with the corresponding control conditions were significant (Exp. 2a: t 's ≥ 3.07 , $p < .05$ and Exp. 2b: t 's ≥ 2.68 , $p < .05$). However, the same comparisons for more eccentric distractors were in most cases non-significant. In Experiment 2a, only 1° distractors separated from the target by an angular distance of 2° significantly delayed saccade onset. In Experiment 2b, 1° distractors had a significant inhibitory influence irrespective of their distance to the target, while 1.5 and 2° distractors were inhibitory only when they were separated from the target by a distance of 3° . In addition, the most eccentric, 3° distractors when displayed near the target (1 - 1.5° distance) significantly shortened saccade latency.

A three-factor analysis of variance using the latency difference as a dependent variable showed, as for saccade latencies in the experimental condition, a significant effect of distractor eccentricity ($F(5,35) = 39.68$, $p < .0005$, $F(6,42) = 53.55$ $p < .0005$) and a significant interaction between distractor eccentricity and distance ($F(10,70) = 5.88$, $p < .0005$, $F(18,126) = 2.89$, $p < .0005$). The effect of D-T distance was significant only in Experiment 2a ($F(2,14) = 4.68$, $p < .025$, $F(3,21) = 1.61$). Specific comparisons indicated in addition that in Experiment 2a, the effect of D-T distance was significant only for -5° and 0° distractor locations ($F(2,14) = 11.30$, $p < .001$, $F(2,14) = 5.99$, $p < .01$ respectively; other F 's ≤ 2.35); in Experiment 2b, it was significant only for 2° and 3° distractor locations ($F(3,21) = 5.11$, $p < .01$, $F(3,21) = 7.75$, $p < .001$ respectively), and marginally significant for 1.5° distractor locations ($F(3,21) = 2.86$, $p < .06$; other F 's ≤ 1.89). Still, the effect of distractor eccentricity was significant for all D-T distances (all F 's ≥ 7.79 and 12.74). Target side had no significant effect and did not interact with the other variables, except D-T distance in Experiment 2b ($F(3,21) = 3.39$, $p < .05$; other F 's ≤ 1.36); this reflected a slightly greater effect of distance in the right visual field.

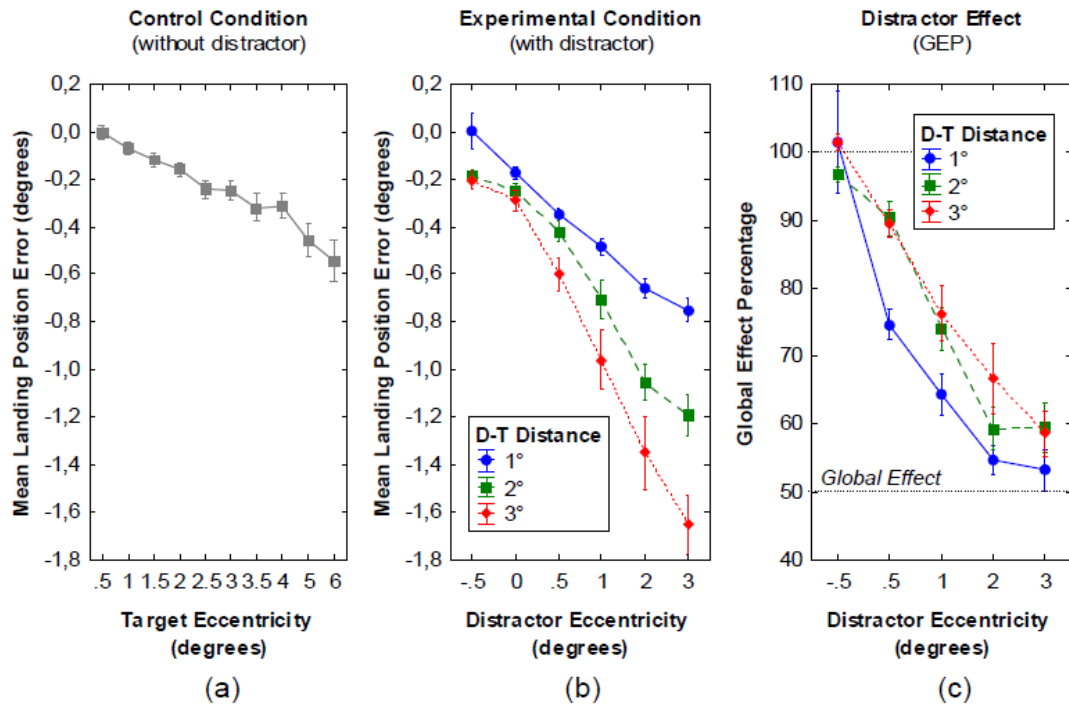
Saccade metrics. In the *control condition*, the mean landing position error was relatively small. As shown in Figures 5a and 5d, saccades towards nearby, $.5^\circ$ targets were either perfectly accurate or slightly hypermetric ($.03^\circ$ on average), while saccades towards more eccentric targets were only slightly hypometric even at the largest eccentricities; the error, which increased linearly with target eccentricity, was $-.55^\circ$ and $-.33^\circ$ maximum in Experiments 2a and 2b respectively. The relationship between the mean landing position error and target eccentricity was significant ($F(9,63) = 15.87$, $p < .0005$, $F(10,70) = 13.08$, $p < .0005$). There was no effect of target side ($F(1,7) = .26$, $F(1,7) = .01$), but the interaction between target eccentricity and target side was significant ($F(9,63) = 2.82$, $p < .01$, $F(10,70) = 8.09$, $p < .0005$). This came from right- compared to left-directed saccades being slightly more

hypometric at small eccentricities, and slightly more accurate at large eccentricities; note however that the difference between rightward and leftward cases was never greater than $.2^\circ$ on average.

In the *experimental condition*, the mean landing position error ranged between 0 and $-1.7^\circ / -1.3^\circ$ in Experiments 2a and 2b respectively, thus indicating that saccades were overall hypometric (see Figures 5b and 5e). The error was minimal for contralateral and foveal distractors and then gradually increased as the distractor was displayed further towards the periphery in the ipsilateral target hemifield; this trend was still more pronounced for greater angular separations between distractor and target. The effect of distractor eccentricity was significant ($F(5,35) = 71.55, p < .0005$, $F(6,42) = 65.69, p < .0005$) as well as the effect of D-T distance ($F(2,14) = 20.85, p < .0005$, $F(3,21) = 24.69, p < .0005$), and the interaction between distractor eccentricity and distance ($F(10,70) = 11.41, p < .0005$, $F(18,126) = 8.59, p < .0005$). Target side had no effect and did not interact with the other variables (all F 's ≤ 1.52 and $.93$). Further analyses revealed that the effect of distractor eccentricity was significant irrespective of the distance between distractor and target (all F 's ≥ 44.11 and 31.69), while the effect of distance was significant for all distractor locations, except the 0° location in Experiment 2a ($F(2,14) = 3.11, p < .10$; other F 's ≥ 5.18) and the $-.5^\circ$ and 0° locations in Experiment 2b ($F(3,21) = 1.88$ and $F(3,21) = 1.53$; other F 's ≥ 6.03).

In most conditions, the distractor was expected to deviate the eyes away from the saccade target, and favor center-of-gravity responses. This was confirmed in a series of paired-sample *t*-tests between the mean landing position error in experimental and control trials. All differences were significant except for the case of $-.5^\circ$ and 0° distractors combined with 1° and 3° distances in Experiment 2a and 1.5° - 3° distances in Experiment 2b; the few significant effects of $-.5^\circ$ and 0° distractors were still very small in amplitude ($\leq .06^\circ$).

Experiment 2a



Experiment 2b

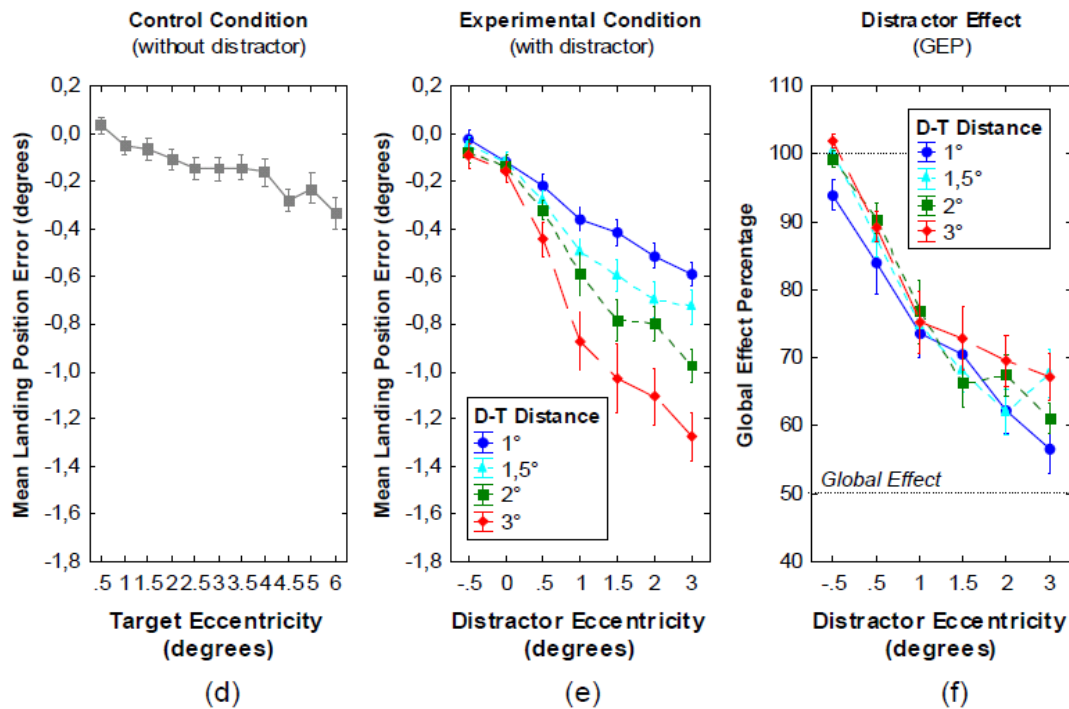


Figure 5. Saccade Metrics -Experiments 2a-b. Mean landing position error (in degrees) in the control condition (a,d) as a function of target eccentricity across left and right presentation sides. Mean landing position error (in degrees) in the experimental condition (b,e) and Global Effect Percentage (c,f) as a function of distractor eccentricity and D-T distance across left and right presentation sides. The upper and lower panels present the data of Experiments 2a and 2b respectively.

To determine where in between distractor and target the eyes exactly landed, and in turn better estimate the impact of distractor eccentricity and D-T distance, we computed an index of saccade averaging. This referred to as Global Effect Percentage (GEP; Findlay, Brogan & Wenban-Smith, 1993), contrasted the landing position in a given distractor condition with the mean landing position in two corresponding, no-distractor, control conditions, one in which the target was presented at the same location as the target in the experimental condition (or target-control condition) and another one in which the target appeared at the same location as the distractor (or distractor-control condition); note that the 0° distractor condition was excluded since the target was never presented at an eccentricity of 0° on control trials. GEP values were calculated using the following formula:

$$\text{GEP} = 100 * ((L_x - L_{cd}) / (L_{ct} - L_{cd})),$$

where L_x was the mean landing position in a given experimental condition, and L_{ct} and L_{cd} corresponded to the mean landing position in target- and distractor-control conditions. A GEP of 50% indicated that the eyes' landing position was exactly midway between the landing positions on distractor- and target-control trials respectively. A GEP of 0% indicated that the eyes landed on average at the same location as with a single target at the distractor location, and a GEP of 100% indicated that the eyes landed on average at the same location as with a single target at the target location.

In Figures 5c and 5f, results were averaged across left and right target sides since target side had no significant effect ($F(1,7) = .61$; $F(1,7) = .04$) and it did not interact with the other factors (all F 's ≤ 2.04 and 1.73). As expected, there was absolutely no global effect in the contralateral, .5° distractor condition; all values approached 100%, thus indicating that the eyes landed at about the same location as when there was no distractor. The impact of ipsilateral, .5° distractors remained relatively small as indicated by GEP values of about 90% in most conditions. The only exception was when a small, 1-degree angular distance separated

the distractor from the target; in this case, the eyes were more clearly deviated towards the distractor. The global effect still became clearer as the distractor was displayed more peripherally; in the most extreme cases, i.e. distractor and target were displayed respectively at eccentricities of 3 and 4°, the GEP values were nearly of 50%, which indicated that on average the eyes landed almost exactly midway between where they landed when a single stimulus was displayed respectively at target and distractor locations. Both the effects of distractor eccentricity and D-T distance were significant (Exp. 2a: $F(4,28) = 65.69$, $p < .0005$ and $F(2,14) = 8.68$, $p < .005$ respectively; Exp. 2b: $F(5,35) = 43.11$, $p < .0005$ and $F(3,21) = 4.86$, $p < .01$, respectively); the interaction was also significant in Experiment 2a ($F(8,56) = 2.15$, $p < .05$), but only marginally significant in Experiment 2b ($F(15,105) = 1.66$, $p < .07$).

To get a clearer idea of the modulations of the global effect across distractor eccentricities and D-T distances, we plotted the full *distributions of initial landing positions* in experimental vs. distractor- and target-control conditions, thus including also direction errors. As can be seen in Figure 6, contralateral distractors clearly failed to produce a global effect. On those instances, the distributions of initial landing sites in the experimental condition largely overlapped with the target-control distribution and this irrespective of the distance between distractor and target; direction errors or micro-saccades in the .2° area around fixation were rare, and only a few appeared to be the effect of the distractor, thus arguing against the possibility of a global effect across hemispheres at least with foveal stimuli. In contrast, ipsilateral distractors displayed at eccentricities of 2 and 3° yielded a clear global effect; the distributions in the experimental conditions formed a unique distribution in between distractor and target-control distributions. Still, as the distance between distractor and target increased, the experimental distribution became wider and more irregular, getting gradually closer to the target-control distribution. Importantly, for distractors displayed at an eccentricity of .5° and to a lesser extent 1°, the pattern was intermediate. In the shortest-

distance conditions, there was a global effect, but this was weaker than with more eccentric stimuli; the experimental distributions were less radically shifted in between the two control distributions. Furthermore, the effect vanished more quickly as the D-T distance increased.

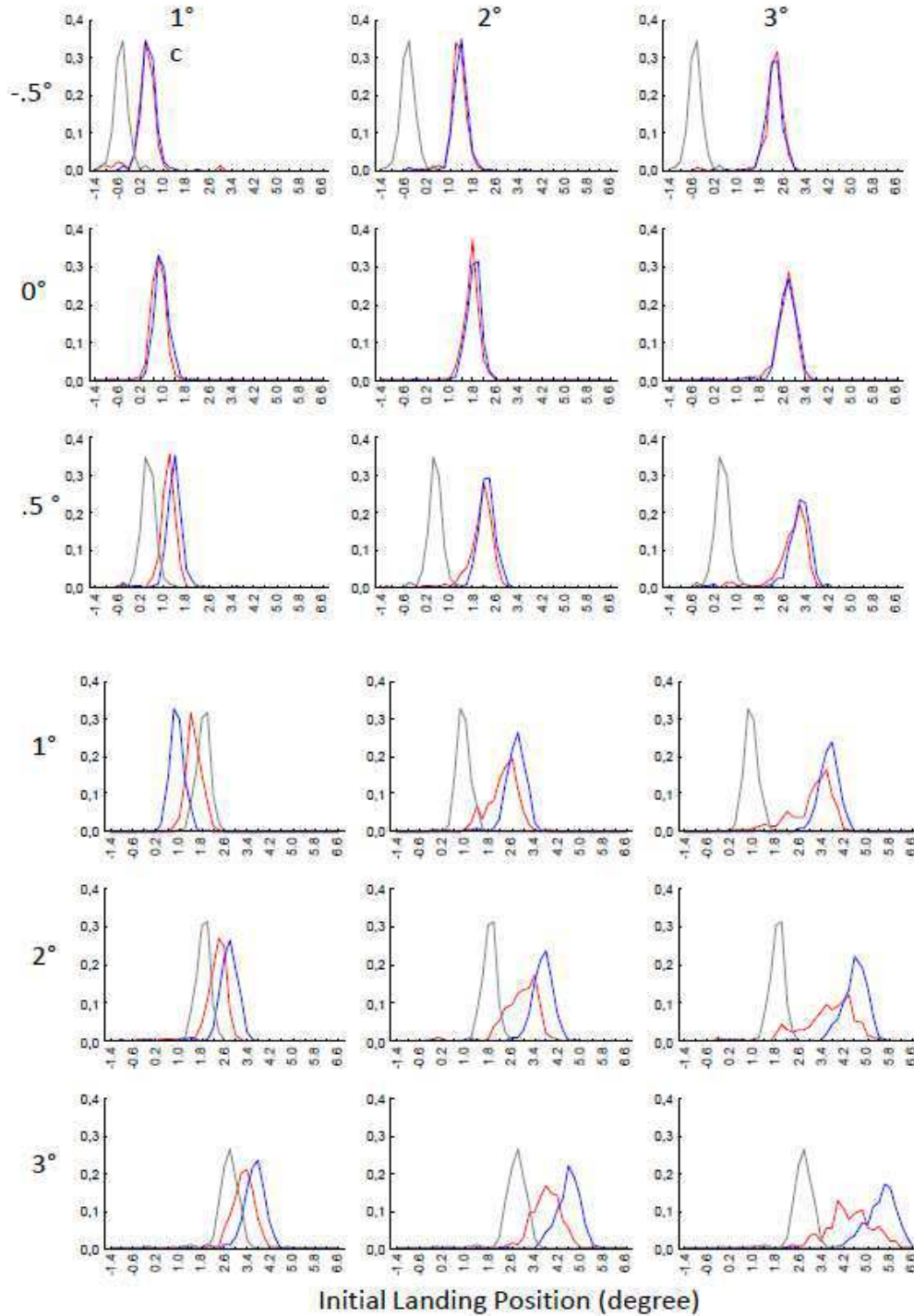


Figure 6. Distributions of initial landing positions (in degrees) in experimental (red) vs. distractor- and target-control trials (grey and blue) separately for the different distractor eccentricities (rows) and the different angular separations between distractor and target (3 columns). Only the data of Experiment 2a are presented here, but the same pattern was observed in Experiment 2b.

Discussion

When a distractor is displayed in the vicinity of an ipsilateral saccade target, the eyes are usually deviated towards an intermediate location between the two stimuli, while saccade latency remains unaffected (e.g. Walker et al., 1997). The present findings revealed that this is not a general rule. Proximal distractors showed a continuum of effects depending on their eccentricity and to a lesser extent their angular separation to the saccade target. A distractor appearing within 1 degree from the center of the fovea, but in the same hemifield as a more eccentric saccade target significantly delayed saccade onset irrespective of its distance to the target. Its effect remained smaller compared to the effect of a foveal or contralateral distractor, particularly when this was presented with a near target, which also fell in the 1-degree central region. It also contrasted with the effect of more eccentric ipsilateral distractors (2 and 3°), which tended to delay the onset of saccades to distant targets, but had no impact or even shortened the latency of saccades to nearby targets. Reciprocally, while a distractor displayed at an eccentricity of .5° only slightly deviated the eyes away from the saccade target, even when it was separated from the target by a minimal distance of 1°, more eccentric distractors generated typical center-of-gravity responses; these became gradually less likely as the angular separation between the two stimuli increased.

The observed modulations of the distractor effect with stimulus eccentricity and inter-stimulus distance, nicely mapped the predictions of the fixation assumption. As distractor eccentricity decreased and/or the stimuli were presented further apart, the balance shifted towards fixation in opposition with saccade-related activity; this in turn prolonged saccade latency, while reducing the global effect. In contrast, the present findings were for the most, inconsistent with a pure lateral-interaction hypothesis. The inhibition arising from contralateral and foveal distractors could possibly result from cross-collicular and rostro-caudal inhibition (e.g. Munoz & Istvan, 1998). However, since rostro-rostral connections are

presumably excitatory, the greatest inhibitory effect observed with distractor and target presented at mirror locations around fixation (and at 0° and 1° eccentricities in Experiment 2b), if related in some way to lateral interactions, could only be the result of excitatory interactions between fixation neurons. Furthermore, ipsilateral distractors which were presented within short, excitatory ranges from the saccade target should have speeded-up the execution of an averaging saccade, but as we have seen this was not the case.

The possibility remains that the range of local excitations in humans is smaller than 1 mm (but see Casteau & Vitu, 2009; in preparation), and that the greater separation on the collicular map between less eccentric distractor and target stimuli was responsible for the observed distractor effect. However, as shown in Figure 7a-b where the data of Experiment 2b were re-plotted as a function of the collicular distance between the stimuli, this was clearly not the case. Although the distractor effect on saccade latency overall increased, from facilitation to inhibition, as the collicular distance became greater ($r = .55$, $p < .0025$), the relationship did not hold within distractor eccentricity conditions, except in the 3° eccentricity condition ($r = .97$, $p < .05$; other $r \leq .88$). Rather, the distractor effect appeared to be primarily a function of distractor eccentricity, at least within the range of -1.5 to 1.5° eccentricities.

About the same was true for the global effect percentage. This showed an overall increase with distance ($r = .64$, $p < .0005$), but presented little variations with distance for a given distractor eccentricity (all r 's $\leq .92$, $p > .08$), being mainly an effect of distractor eccentricity (at least within the -1.5 – 1.5° range). In contrast, as shown in Figures 7c-d, both the latency difference and GEP values showed a clear relationship with the ratio of distractor to target eccentricity ($r = -.63$, $p < .0005$ and $r = -.40$, $p < .05$ respectively); as the ratio increased, the distractor effect on saccade latency went from inhibition to no effect, and then facilitation, while saccade averaging became more likely. The very few marginal points (in

blue) corresponded to instances where both the distractor and the target fell within the 1-degree central foveal region; ratios were of 1 and .5, but inhibition remained maximal. As noted above, this likely came from fixation activity being maximally enhanced in those particular instances.

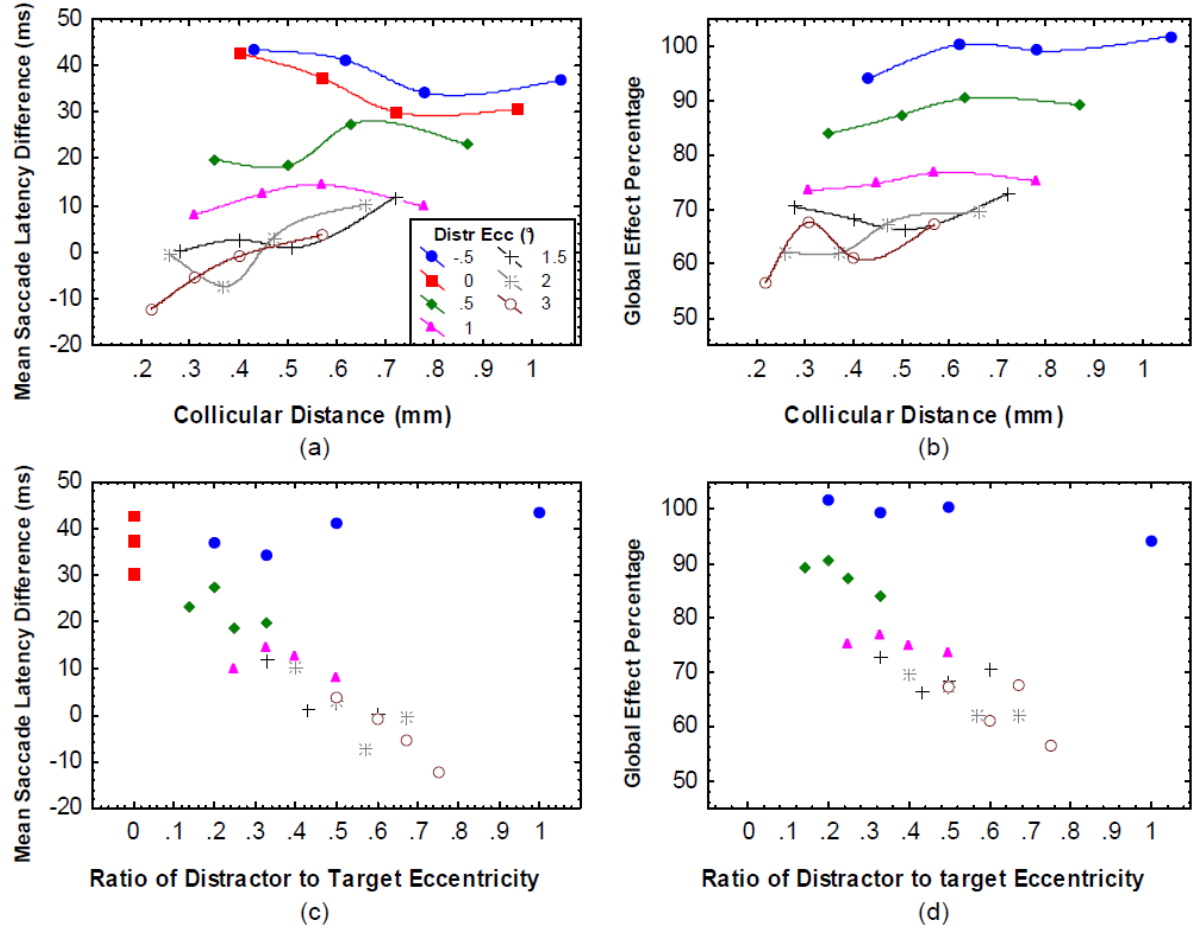


Figure 7. Mean saccade latency difference (in ms) and Global Effect Percentage as a function of the collicular distance (in mm) between the stimuli (a,b) and the ratio of distractor to target eccentricity (c,d) for the different distractor eccentricities. Only the data of Experiment 2b are presented here, but the data of Experiment 2a showed the same pattern. The curves were fitted with spline functions simply to provide a clearer view of the observed trends.

The reciprocal effect of proximal distractors on both the latency and the accuracy of saccades still raised the possibility that the reduced likelihood of a global effect with distractors displayed near the center of the fovea came from saccade latency being longer or vice-versa. This was examined in Figure 8 where the landing position error in both the experimental and the control conditions were plotted as a function of saccade latency in the

two shortest distance conditions, 1 and 1.5°, and separately for different distractor eccentricities. As reported above, the global effect, which could be visualized by the shift of the red compared to the blue dots, was greater for more eccentric distractor and target stimuli, and as previously reported it was also greater for shorter-latency saccades (for a review see Vitu, 2008). However, within early time intervals (e.g. 150 – 200 ms), the proportion of averaging responses was clearly less with distractors displayed within the 1-degree central region than more peripherally. Thus, reduction of the global effect with less eccentric stimuli could not entirely be due to a speed-accuracy trade-off, and most likely came from enhanced fixation activity.

So far, we have considered only two alternative, low-level views of saccade generation, and our findings more clearly supported the fixation account at the expense of the lateral-interaction hypothesis. Still, as shown in several studies, the distractor effect can be modulated by top-down processes and participants' expectations (e.g. Born & Kerzel, 2009). Given the specific set of conditions we used, the possibility remains, that such high-level processes were responsible at least in part, for the observed variations of the distractor effect with stimulus eccentricity. In particular, we found that saccade latency was maximal when the target (in the control condition) or both the target and the distractor (in the experimental condition) fell within a central, foveal region of about 1° radius. We accounted for this result in terms of fixation activity, but maybe this was simply due to the target being rarely displayed at an eccentricity of 1° or less (i.e. in only 7 and 13% of the cases across experimental and control trials in Experiments 2a and 2b respectively), and the distractor appearing relatively more frequently in that region (in 43 and 41% of the trials respectively). Given this, participants may have selectively enhanced processing outside the central, 1-degree region, in order to move their eyes to the target as quickly and as accurately as possible, but also to more easily ignore a potentially, and likely more pregnant/disruptive

distractor in the foveal region. As a result, when a target, or a target and a distractor were indeed displayed in the foveal region, a competition arose between the corresponding visual signal(s) and preparatory activity at the most likely target locations in the motor map; this in turn delayed saccade onset but far more when the target was presented with a foveal distractor.

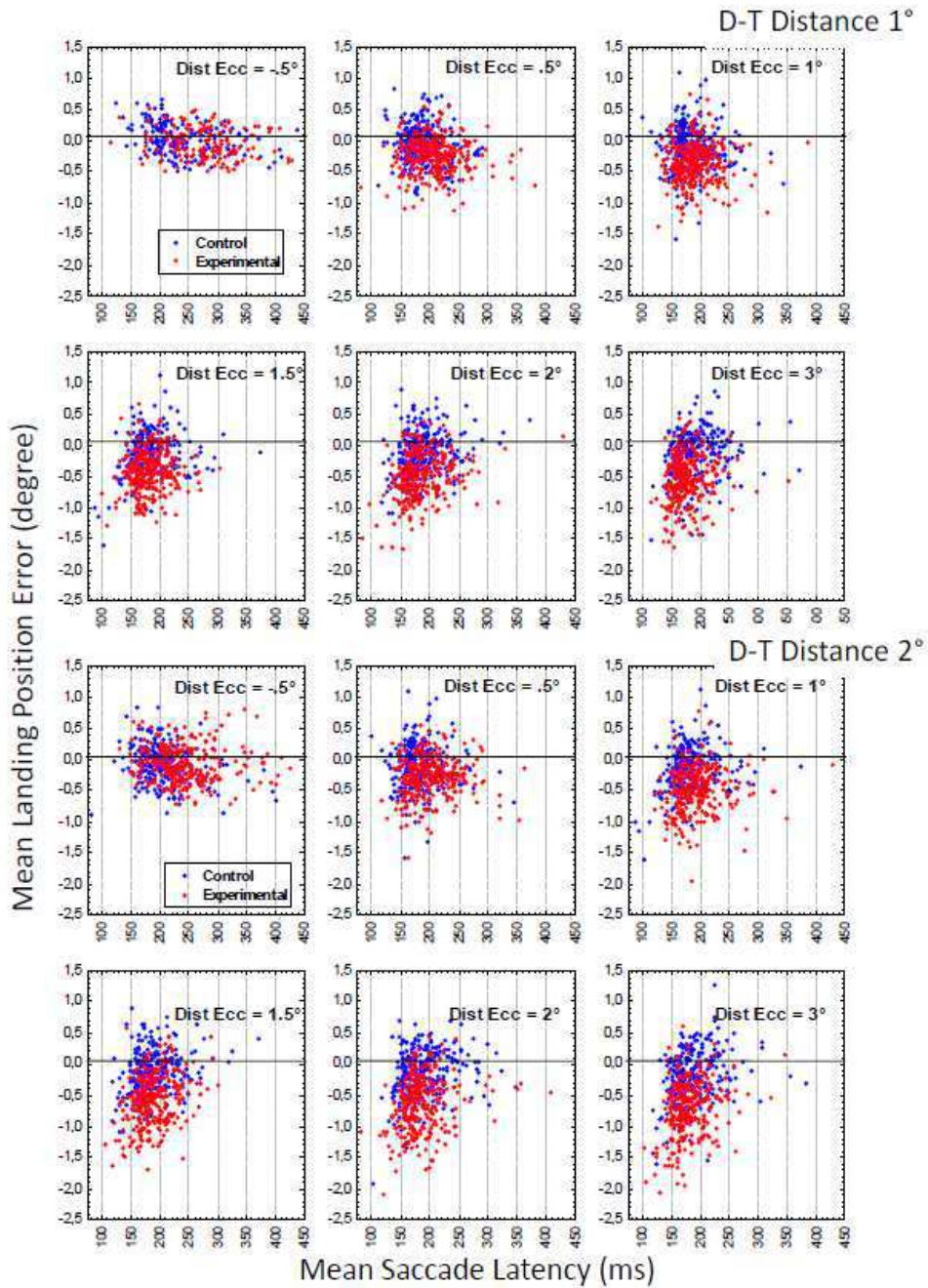


Figure 8. Landing position error (in degrees) in both the experimental (red) and the corresponding control condition (blue) of Experiment 2b as a function of saccade latency (in ms) for the different distractor eccentricities and two sample D-T distances, 1° (upper panels) and 1.5° (lower panels). Each data point corresponded to the landing position error of a given individual on a given trial.

Alternatively, the more general observation that the distractor effect on saccade latency gradually decreased as the distractor moved from the contralateral -5° location to the 1° ipsilateral location could reflect prior expectations based on the overall distribution of possible distractor and target locations. As the likelihood a stimulus being displayed at locations of -5° to 3° (the center of the range) increased gradually increased (.10, .10, .15, .18, .21, .21, .23), the probability that the distractor delayed saccade onset became progressively less.

Experiment 3 investigated whether an expectation-based account of the present findings was a viable alternative to the fixation hypothesis.

EXPERIMENT 3: THE UNLIKELY ROLE OF EXPECTATIONS

=====

The goal of the present experiment was to test whether the observed increase of the proximal-distractor effect with less eccentric stimuli was due to target (or distractor and target) stimuli being rarely displayed in the central, foveal region, and participants being set to move their eyes to more peripheral locations. It thus simply replicated the paradigm of Experiment 2b, but with a different set of stimulus eccentricities and inter-stimulus distances in order to shift participants' expectations towards the foveal region. While in Experiments 2a-b, the target was displayed in the 1-degree foveal region in 7 and 13% of the cases respectively, here it appeared within 1.25° from fixation in 70% of all trials. It was expected that the negative influence of foveal distractors on both the latency and the metrics of averaging saccades would not hold if participants' expectations and the particular stimulus set were indeed responsible for this relationship.

Methods

Observers. Eight individuals responding to the same criteria as in the other studies participated in the experiment; four had participated in Experiment 2b.

Design. Distractor eccentricity had 5 levels ($-.5^\circ$, 0° , $.5^\circ$, 1° and 2°), and D-T distance, 3 levels ($.75^\circ$, 1° and 2°). As a result, the target appeared at one of 12 possible eccentricities ($.25^\circ$, $.5^\circ$, $.75^\circ$, 1° , 1.25° , 1.5° , 1.75° , 2° , 2.5° , 2.75° , 3° and 4°) on experimental and control trials. Again, the target was displayed either to the left or to the right of fixation in a blocked manner. The proportion of trials was not homogeneous across conditions; there were 80 repetitions of each condition that involved a central target (eccentricity $\leq 1.25^\circ$) and 20 repetitions of the conditions with more eccentric targets. The total number of trials amounted to 2080 (1200 experimental trials and 1080 control trials); these were divided into 20 blocks of 114 trials (10 with a right target and 10 with a left target). The series of right- and left-target blocks were each preceded by a practice block of 42 trials.

Results

As a result of data selection, 30.4% of the total number of trials across participants was rejected, which was about twice as more as in Experiments 2a-b. This mainly came from addition in the present experiment of a large number of trials where the target appeared at a small eccentricity (less than 1°), and the fact that on those trials, participants moved their eyes less frequently. When the target was presented at an eccentricity of $.25^\circ$, a saccade failed to occur in 69% of the cases across experimental and control trials; this score dropped to 45, 21 and 6% for target eccentricities of respectively $.5^\circ$, $.75^\circ$ and 1° . In addition, when a saccade occurred while the target was presented at an eccentricity of $.25^\circ$, its direction was opposite to target direction in 36% of the experimental trials and more surprisingly 21% of the control trials; for target eccentricities of $.5^\circ$, 10% and 5% of the saccades were made in the wrong

direction respectively, while these numbers dropped to 3 and 2% for .75° target eccentricities. This rather intriguing finding will merit to be further investigated in future studies, but the reduced number of data in the small target eccentricity conditions, particularly for an eccentricity of .25°, suggests that the corresponding data points will have to be interpreted with caution.

Saccade latency. In the *control condition*, saccade latency was a function of target eccentricity ($F(11,77) = 16.05$, $p < .0005$), being longest (240 ms on average) when the target was displayed .25° to the right or to the left of fixation, and then gradually decreasing as the target was presented further towards the periphery; it then remained in the range of 184-192 ms for eccentricities between 1.5 and 4° (see Figure 9a). Target side had no significant effect ($F(1,7) = .14$), and it did not interact with target eccentricity ($F(10,70) = .76$). Thus, when the target was presented with no distractor, the saccade latency pattern was quite consistent with the above data.

The findings in the *experimental condition* also matched the ones found in Experiments 2a-b (see Figure 9b). Again, saccade latency was maximal with contralateral, -.5° distractors displayed near the saccade target (.75-1° distances), thus when both distractor and target fell in the 1-degree foveal region. It then decreased gradually as the distractor shifted towards eccentric ipsilateral locations, and more radically as the angular separation between the stimuli increased. Both the effects of distractor eccentricity and D-T distance were significant ($F(4,28) = 34.63$, $p < .0005$ and $F(2,14) = 5.69$, $p < .01$ respectively) as well as their interaction ($F(8,56) = 12.32$, $p < .0005$). There was no effect of target side ($F(1,7) = .00$), but the interaction between distractor eccentricity and target side as well as the three-way interaction were significant ($F(4,28) = 3.38$, $p < .05$ and $F(8,56) = 2.31$, $p < .05$ respectively). This came from the difference between small (.75-1°) and large distances being greater for -.5° distractors in right- compared to left-target cases (see Table 3). Indeed, when

the same analyses were repeated but without the $-.5^\circ$ condition, neither the interaction between distractor eccentricity and target side nor the three-way interaction were significant (F 's ≤ 1.37). Importantly, both the effects of distractor eccentricity and D-T distance were maintained in both left- ($F(4,28) = 29.42$, $p < .0005$ and $F(8,56) = 5.26$, $p < .0005$) and right-target cases ($F(4,28) = 23.05$, $p < .0005$ and $F(8,56) = 7.74$, $p < .0005$). Note also, that the effect of D-T distance was significant for all distractor eccentricities except the $.5^\circ$ condition ($F(2,14) = 1.10$; other F 's ≥ 9.19), while the effect of distractor eccentricity was significant for all D-T distances (all F 's ≥ 14.18).

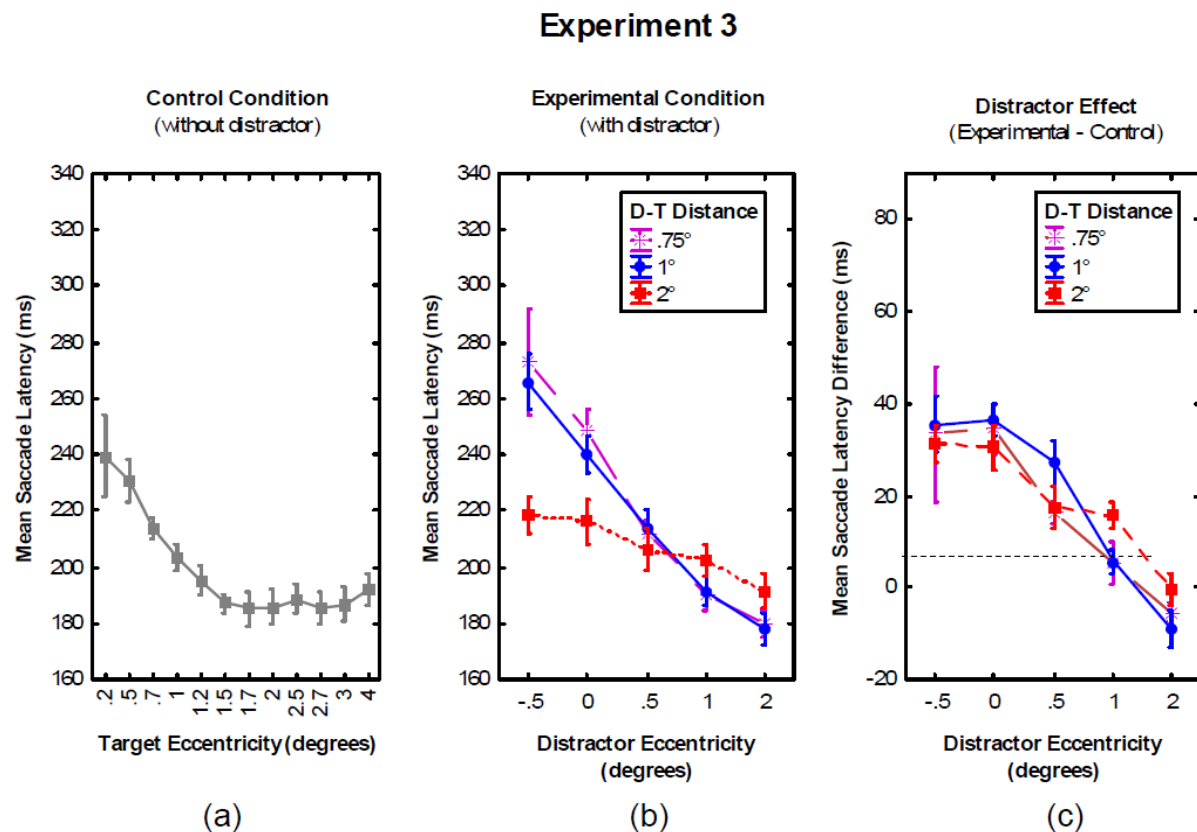


Figure 9. Saccade Latency -Experiment 3. Mean saccade latency (in ms) in the control condition (a) as a function of target eccentricity across left and right presentation sides. Mean saccade latency (in ms) in the experimental condition (b) and mean saccade latency difference (in ms; c) as a function of distractor eccentricity and D-T distance across left and right presentation sides.

		1°		2°		3°		4°		5°	
		Left	Right	Left	Right	Left	Right	Left	Right	Left	Right
D-T Distance (°)	1	247,61	298,33	249,80	247,37	212,42	211,00	195,07	186,12	182,98	176,94
	2	255,75	276,38	240,62	239,68	219,82	208,40	195,12	187,83	182,22	173,43
	3	223,16	213,80	218,31	214,28	213,51	198,77	204,04	201,03	189,20	193,86

Table 3. Mean saccade latency (in ms) in the experimental condition of Experiment 3 as a function of distractor eccentricity, D-T distance and target side.

In Figure 9c, mean *saccade latency differences* were plotted as a function of distractor eccentricity and D-T distance. This showed in line with the findings of Experiments 2a-b, that foveal distractors as well as distractors displayed at an eccentricity of .5° in the ipsilateral or the contralateral hemifield (-.5 and .5°) significantly delayed saccade onset as compared to the control condition; all paired-sample t-tests were significant (t 's ≥ 2.57). Note that the time cost was again greater for -.5 and 0°, though not as largely as in Experiments 2a-b. Distractors displayed at an eccentricity of 1° also had a significant inhibitory influence, except for the smallest D-T distance ($t(7) = .93$; other t 's ≥ 3.02). In contrast, 2° distractors tended to shorten saccade latency, but only when they were displayed near the target ($t(7) = 1.98$, $p < .08$, $t(7) = 3.5$, $p < .01$, $t(7) = .01$). Only the effect of distractor eccentricity was significant ($F(4,28) = 22.79$, $p < .0005$); this was true for all three D-T distances (all F 's ≥ 6.21). The lack of a significant interaction between distractor eccentricity and D-T distance was most likely due to the smaller range of distractor eccentricities and distances.

Saccade metrics. The mean landing position error in the *control condition* ranged between .1° and -.4°; close targets presented at an eccentricity of .25° were slightly overshoot, while further targets were slightly undershot and more distant targets were all undershot, with the error increasing linearly with eccentricity (see Figure 10a). Only the effect of target eccentricity was significant ($F(11,77) = 37.22$, $p < .0005$; other F 's ≤ 1.39). In the *experimental condition*, the mean landing position error was greater, ranging between .1° and

-1.2° (see Figure 10b). It increased with both the eccentricity of the distractor ($F(4,28) = 176.54$, $p < .0005$), and the distance between distractor and target ($F(2,14) = 61.98$, $p < .0005$), although the distance effect was much smaller for distractors displayed near the fovea (-5, 0, and .5°) than for more eccentric distractors as confirmed by the significant interaction ($F(8,56) = 7.97$, $p < .0005$). There was no effect of target side and none of the interactions which involved target side were significant (all F 's ≤ 2.19).

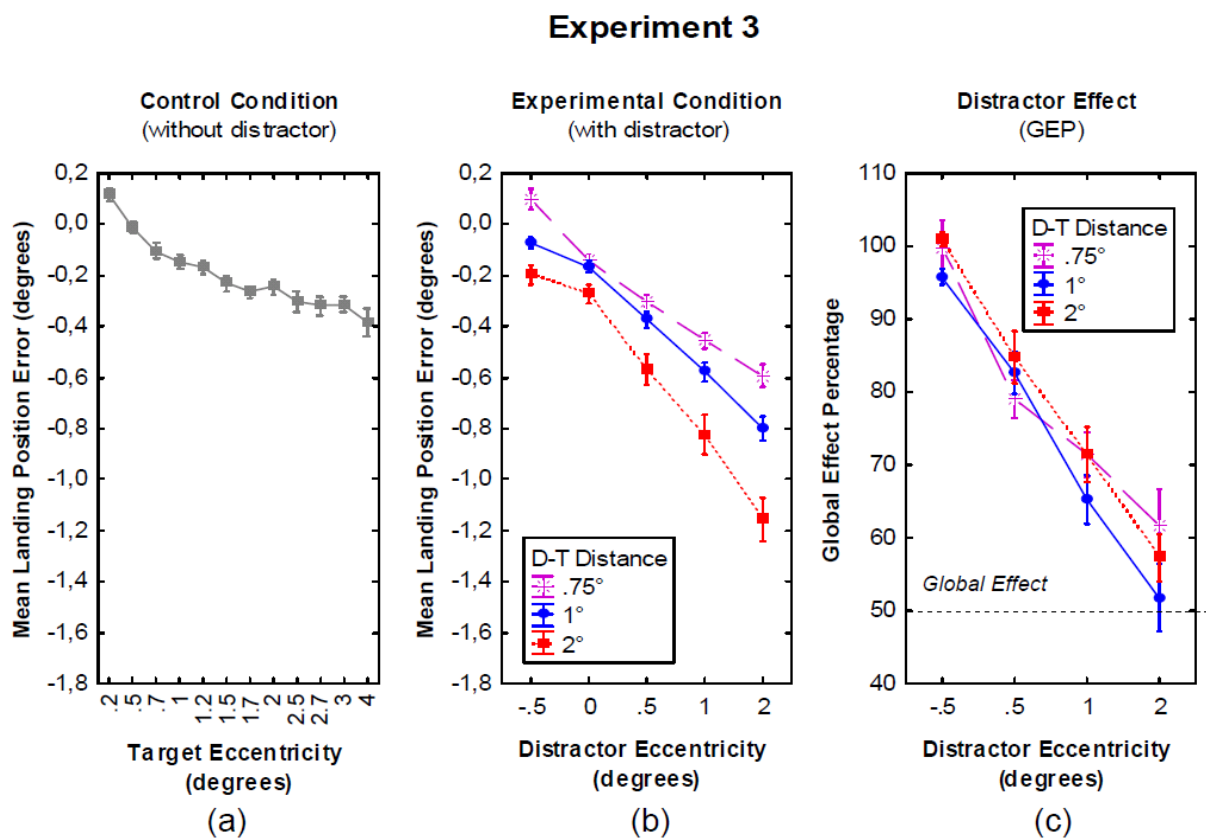


Figure 10. Saccade Metrics –Experiment 3. Mean landing position error (in degrees) in the control condition (a) as a function of target eccentricity across left and right presentation sides. Mean landing position error (in degrees) in the experimental condition (b) and Global Effect Percentage (c) as a function of distractor eccentricity and D-T distance across left and right presentation sides.

In a first series of analyses, the distractor effect was estimated using paired-sample t -tests between the experimental and the control conditions. This revealed that all distractors displayed in the same hemifield as the saccade target significantly deviated the eyes away from the target (t 's ≥ 3.84), while contralateral and foveal distractors had no significant

influence except in 2 out of the 12 comparisons ($t \leq 4.03$; other t 's ≤ 1.94). Then, the Global Effect Percentage was plotted as a function of distractor eccentricity and D-T distance. As can be seen in Figure 10c, there was a linear decrease of GEP values, from 100% to about 50%, as the distractor moved from the contralateral, -5° location to the ipsilateral, 2° location. This indicated that the eyes landed equally near to the saccade target when this was displayed with or without a distractor in the contralateral hemifield, while the eyes landed in between where they landed in distractor- and target-control trials when the target was displayed with a 2° ipsilateral distractor. Importantly, the deviation observed with ipsilateral distractors displayed at $.5$ and 1° eccentricities remained relatively small, GEP values being of the order of 83 and 68% respectively. This confirmed in line with the findings of Experiments 2a-b, that saccade averaging was reduced when the target was presented with distractors displayed in the central, 1-degree region. The effect of distractor eccentricity was significant ($F(3,21) = 82.75$, $p < .0005$), but as for saccade latency, neither the effect of D-T distance nor its interaction with distractor eccentricity were significant (F 's ≤ 1.55). None of the interactions which involved target side were significant (F 's ≤ 2.03), but the effect of target side was significant ($F(1,7) = 7.27$, $p < .0005$). This indicated slightly greater averaging tendencies for left compared to right targets.

In further analyses, the distributions of initial landing positions in the experimental conditions were plotted against the corresponding target- and distractor-control conditions. They revealed patterns very similar to those observed in Experiments 2a-b, and hence are not reported here.

Discussion

In Experiments 2a-b, proximal distractors were found to negatively influence both the latency and the metrics of averaging saccades when presented in a central, foveal region of

about 1-degree radius. To determine whether this was due to the particular stimulus set and participants expecting stimuli outside this central region, the present study tested whether the same relationship would hold with a distribution of stimulus locations biased towards the fovea. Results failed to reveal any major change that would suggest a role of expectations. Although the target was this time most likely to appear in the central, foveal region, single targets or distractor and target stimuli displayed in that area still prolonged saccade latency as compared to more eccentric distractors. Furthermore, there was again an inverse relationship between the distractor effect and stimulus eccentricity. Ipsilateral distractors displayed at an eccentricity of $.5^\circ$ or 1° again delayed saccade onset to smaller extents than contralateral and foveal distractors, but more largely than 2° distractors which in fact tended to shorten the latency of saccades to the nearest targets. Ipsilateral distractors in the central region also tended to deviate the eyes away from the saccade target, but much less than more eccentric distractors.

Thus, neither the inhibitory influence of contralateral and foveal distractors on saccade latency nor the fact that ipsilateral distractors displayed near the fovea act as remote distractors, is related to the selected set of stimulus eccentricities in a given experiment. These trends are thus unlikely the result of participants' expectations or some sort of preparatory activity at the most likely stimulus locations in oculomotor center maps. A more plausible explanation is in terms of balance between fixation and saccade-related activities. As distractor stimuli are presented closer to fixation and/or further away from the saccade target, the level of fixation activity gradually increases, while the build-up of saccadic activity at an intermediate location between distractor and target becomes less likely. Saccade onset is in turn delayed, and the eyes fail to land exactly midway between distractor and target stimuli.

GENERAL DISCUSSION

In the last two decades, two alternative assumptions have been proposed to account for the generation of saccadic eye movements. The first, predominant neural-field view posits that when, as well as where the eyes move in response to visual stimulation results from lateral interactions, i.e. local excitation and long-range inhibition, within the motor map of the SC (Godjin & Theeuwes, 2002; Trappenberg et al., 2001; Wilimzig et al., 2006; see also Arai, Keller & Edelman, 1994; Kopecz & Schoner, 1995; Meeter et al., 2010). The second, fixation assumption, proposes that a saccade is initiated only once the activity of a fixation, gating system falls down below a given threshold (Findlay & Walker, 1999). The present findings showed in contradiction with the former, lateral-interaction account, that the impact on saccade latency, of a distractor displayed at either remote or proximal locations from the saccade target object was a direct function of the relative eccentricity of the stimuli, but not the distance that separated them. As will be discussed below, these findings provide clear evidence that lateral interactions alone cannot account for saccadic behavior, and that fixation-type mechanisms must intervene to determine not only when, but also where the eyes move.

On the limited role of lateral interactions

In their original report of the remote distractor effect, Walker et al. (1997) provided already two arguments against the lateral-interaction account. The first was their observation of a similar effect on saccade latency of remote distractors displayed in the opposite or the same hemifield as the saccade target, which was inconsistent with evidence for weaker inhibitory connections across than within the colliculi (e.g. Munoz & Istvan, 1998). The second was related to the inverse relationship they found between the increase of saccade

latency in remote distractor conditions and the ratio of distractor to target eccentricity. Indeed, this seemed to suggest in contradiction with the lateral-interaction hypothesis that the distance between the stimuli, and hence long-distance inhibition was not responsible for the remote distractor effect. However, this remained a relatively weaker argument since their finding relied on manipulation of distractor and target eccentricities, but not directly inter-stimulus distance.

The present findings corroborated both arguments raised by Walker et al. (1997). First, they showed that the effect of contralateral distractors observed in Experiment 1 (Figure 3b) was of about the same as the effect of ipsilateral distractors in the following experiments (Experiment 2b; see Figure 7c), and certainly not less. Furthermore, in Experiments 2a-b and 3, contralateral distractors displayed at an eccentricity of -5° tended to delay saccade onset to greater extents than ipsilateral, 5° distractors, even for comparable ratios of distractor to target eccentricity (see Figures 7c; see also Figures 4c,f & 9c). Note in addition, that the longer latency observed when distractor and target were presented at mirror, symmetric 5° locations around fixation were at best the effect of inter-collicular interactions between fixation neurons, as rostro-rostral connections are excitatory, but not inhibitory (see Munoz & Istvan, 1998). On the other hand, in accordance with Walker et al.'s second argument, the data of Experiment 1 clearly showed that the effect of remote distractors displayed in the contralateral hemifield was almost uniquely a function of the relative eccentricity of distractor and target stimuli (see Figures 2c & 3b). Neither the angular separation between distractor and target stimuli nor their distance in collicular space significantly affected the effect (see also Figure 3a).

A third, new argument against the lateral-interaction hypothesis was provided by systematic investigation of the effect on saccadic behavior of proximal distractors displayed in the vicinity of an ipsilateral target (Experiments 2a-b and 3). Proximal distractors were

previously found to yield a global effect, but to have quite consistently no influence on saccade onset time (e.g. Walker et al., 1997). This already raised doubt on the lateral-interaction account of saccade latency, which predicted, based on short-range excitatory interactions, a shortening of saccade latency with proximal distractors (but see Wilimzig et al., 2006). Our findings more radically argued against the lateral-interaction hypothesis. They revealed that the effect on saccade latency, of proximal distractors evolved from inhibition to no effect and then facilitation as their eccentricity increased, and to a lesser extent as their distance to the target decreased (see Figures 4c,f, 7a & 9c), while care was taken that the distance in collicular space between distractor and target stimuli was always within the range of local excitation. In addition, proximal distractors did not equally deviate the eyes away from the saccade target; proximal distractors in the central foveal region produced only modest saccade averaging (see Figures 5c,f, 7b & 10c). Importantly the negative influence of central distractors on saccade latency and saccade averaging was maintained across different ranges of stimulus locations within blocks of trials, thus erasing the possibility that it was due to our experimental set up and/or participants building up expectations.

Both the systematic effects of distractor eccentricity in remote and proximal distractor cases and the very minor contribution of inter-stimulus distance, even when converted in millimeters of collicular surface still remain a priori inconsistent with Dorris et al.'s (2007) findings. The authors showed that distractors displayed remotely from the saccade target inhibited the activity of build-up neurons coding for the target location, but to the same extent irrespective of their eccentricity. The problem however, is that a gap interval of 200 ms preceded the appearance of the distractor and that an additional delay of 100 ms preceded the presentation of the target at a fixed location. These were optimal conditions for preparatory activity to build up at the predictable target location just before distractor onset (see Dorris, Paré & Munoz, 1997), and in fact what the authors measured was how distractors modulated

the level of preparatory activity. In addition, the level of preparatory activity remained relatively low compared to visually-evoked pre-saccadic activity, and it could well be that the lack of an effect of distractor location on the level of inhibition was simply due to floor effects. This would not only explain the discrepancy with our findings, but also the fact that inhibition was much smaller than facilitation in their study. Unfortunately, the authors did not report whether the level of facilitation varied with stimulus eccentricity as in our case.

The fact that stimulus eccentricity more than distance determines the effect of remote and proximal distractors on saccadic behavior constitutes a strong case against the lateral-interaction hypothesis, at least in its current form. It does not say that local excitation and long-range inhibition play no role at all, but it clearly indicates that these alone cannot account for the distractor effect. One may argue that the amount of inhibition or excitation which spreads from the distractor site to respectively distant and neighboring sites in the motor map is weighted by stimulus location. Indeed, given the non-homogenous afferent/efferent mapping property of the SC, stimuli displayed closer to fixation should recruit larger populations of neurons, and should in turn favor the propagation of a larger number of inhibitory and excitatory signals. This would rightly predict that remote distractors further delay saccade onset as their eccentricity (or the ratio of distractor to target eccentricity) decreases. However, this would also predict that in proximal distractor-target configurations, saccades would be triggered faster with less eccentric distractors, while our data showed exactly the opposite.

Concluding that lateral interactions alone cannot account for the effect of remote and proximal distractors still raises the question of whether lateral interactions intervene at all. While there seems to be agreement on the existence of short-range excitation in the SC, the existence of long-range inhibition remains more largely debated (e.g. Lee & Hall, 2006; Watanabe et al., 2005; for a review see Isa & Yoshida, 2009). And the fact is that Dorris et

al.'s (2007) data did not clarify this issue; since distractor-based excitation and inhibition occurred after rather long latencies (about 50-70ms), these could well be the effect of collicular-cortical loops, but not lateral interactions per se. The recent finding, though, that contralateral distractors induce suppression of early-triggered saccades (Buonocore & McIntosh, 2008; see also Reingold, Loschky, McConkie & Stampe, 2003; Reingold & Stampe, 2002; Reingold & Stampe, 2003), and the additional fact that saccadic inhibition is best predicted based on a non-linear rise of neuronal activity still argues for a role of lateral interactions on saccade latency (Bompas & Sumner, 2011).

Whether lateral interactions are a necessary condition for saccade averaging to occur has also been debated. As originally shown by Van Opstal and van Gisbergen's (1989) model of saccade metrics, saccade averaging can be predicted based on the interplay between short-range excitation and long-range inhibition. However, the global effect may also simply arise from the distributed nature of spatial coding in the SC, and weighted averaging of the activity of the entire population of collicular neurons coding respectively for distractor and target locations in space (see Findlay, 1982; Findlay & Walker, 1999; Lee, Rohrer & Sparks, 1988; Meeters et al., 2010). The present data did not distinguish between these alternative assumptions. However, they clearly indicated that if lateral interactions indeed underlie saccade generation, their effects are modulated by other top-down or collicular mechanisms. As suggested below, they may serve as a relay for the competitive inhibition between fixation and saccade-related neurons (see Findlay & Walker, 1999).

Favoring a fixation-type account

In most models of saccade generation, it is assumed that there is reciprocity between fixation and saccade-related activity or at least between activity in the rostral and caudal parts of the motor map (Findlay & Walker, 1999; Meeter et al., 2010; Trappenberg et al., 2001;

Wilimzig et al., 2006). Where models diverge is with respect to the notion of a fixation system and its role in determining saccadic behavior. Basic views attribute minor role to the reciprocal activity in rostral and caudal parts, as this only serves to account for the visuo-motor component of the gap effect (e.g. Trappenberg et al., 2001). The fixation, gating view differs in at least two ways (Findlay & Walker, 1999). First, it considers that a saccade is initiated only when the level of fixation activity is lower than the level of saccade-related activity. Second, it assumes that fixation activity is a function of the proportion of fixation neurons being recruited across the motor map or at least within the extended fixation zone of 10° where they have been found (see Gandhi & Keller, 1997), though taking into account their non-even distribution and greater density in the 2-degree foveal region.

As reviewed by Findlay and Walker (1999), a number of findings support the fixation assumption, going from the increased latency of saccades to single targets displayed in the foveal region to the inverse relationship between the remote distractor effect and the ratio of distractor to target eccentricity. Our results comforted this view by replicating these well-known findings, but also by providing novel behavioral evidence. First, they revealed that saccade latency was further increased when both the target and the distractor were displayed in the central, foveal region of about 1-1.25 degree radius, compared to when the target was accompanied by a more eccentric distractor. Consistent with previous findings showing that saccade latency increases with the size of the foveal distractor stimulus (Vitu, Lancelin, Jean & Farioli, 2006; Vitu, 2008), this suggested in line with the notion of a fixation-system, that it was the cumulated amount of fixation activity across different locations which determined when the eyes moved. Second, the range of effects that we observed with proximal distractors as a function of their eccentricity and to a lesser extent their distance to the saccade target, exactly mapped the presumed balance between fixation and saccade-related activity. As the distractor was presented more peripherally and/or closer to the saccade target, the level of

fixation activity gradually decreased, while the level of saccade-related activity gradually increased due to the build-up of activity at an intermediate location between distractor and target. This made the balance progressively shift from fixation to an equilibrium and then movement, and as a result the inhibitory influence of the distractor on saccade latency progressively turned into no effect and then facilitation, while the amount of saccade averaging progressively increased.

To our knowledge, there has been no similar previous report, and most studies failed to reveal a proximal distractor effect on saccade latency simply because the range of tested eccentricities and/or inter-stimulus distances did not allow the balance to shift either towards fixation or movement. A series of studies though, had already suggested that the global effect may be subject to variations near the foveal region; a foveal distractor stimulus failed to deviate the eyes from a more eccentric saccade target when this extended within less than 1.25 from the center of the fovea (Vitu, 2008; Vitu et al., 2006). Here, we still found a global effect with distractors displayed in the central region, but this was still greatly reduced. Importantly, neither our finding nor Vitu et al.'s (2006) data could be interpreted in terms of speed-accuracy trade-offs (see Figure 8). Reduction of the global effect with central distractor stimuli was thus not a result of saccade onset being delayed in those instances; rather, this likely reflected the relatively greater proportion of fixation (in comparison with saccade-related) neurons being activated by the distractor.

On the other hand, there is one set of findings, which was interpreted most favorably in terms of visual saliency, but could be another manifestation of the fixation-move balance (White et al., 2005). This revealed that the effect on saccade latency of a foveally-centered distractor patch decreased as the patch became greater in size. The result was not in contradiction with Vitu et al.'s (2006) distractor size effect given that the patch extended outside the 2-degree foveal region in all conditions but one. Rather, it most likely reflected the

fact that the distractor stimulated a gradually smaller proportion of fixation compared to saccade-related neurons, which in turn progressively reduced its potentially inhibitory influence. Another finding by the same authors could also be interpreted along the same lines, despite this being used as an argument against the fixation hypothesis. This showed that a distractor displayed along the vertical meridian and remotely from the saccade target failed to delay saccade onset, compared to a control condition with no distractor, irrespective of distractor eccentricity. Since stimuli displayed on the vertical meridian project in both colliculi, it could well be that the distractor reinforced saccade-related activity more greatly, exactly like when two stimuli are presented at nearby locations in the same hemifield; this in turn compensated for the enhanced level of fixation activity.

If a number of findings including ours match the predictions of the fixation assumption, the question remains whether a simpler hypothesis that makes no recourse to a fixation, gating system could account for the effect of remote and proximal distractors on saccadic behavior. This question is even more obvious when considering that neurons in the rostral part of the SC code for small motor errors, and may in turn not be functionally different from saccade-related neurons located more caudally and coding for larger saccades (Krauzlis, Basso & Wurtz, 1997). However, the alternative assumption that saccade generation in distractor paradigms simply arises from competition between different saccade-related signals (e.g. Tam, 1999) or different goals, with the eyes moving to the most likely target location (Krauzlis, Liston & Carello, 2004), can account for only part of our data. We must acknowledge that the inverse relationship between the effect of remote distractors and the ratio of distractor to target eccentricity could well be the result of an unfair competition between two unequal signals due to foveal magnification. As the distractor was presented closer to fixation, it recruited a greater population of neurons and competed more largely with the weaker signal associated with the more peripheral saccade target, thus delaying saccade

onset. Still, in the particular case where distractor and target were displayed in opposite hemifields and the target always appeared in the same hemifield within a block of trials (see Experiment 1; Walker et al., 1997), preparatory activity or endogenous influences in the target hemifield should have helped resolve the conflict quickly and quicker than when the two stimuli were presented in the same hemifield. However, both our data and Walker et al.'s data suggested to the opposite that the effect of remote distractors was similar or even greater for contralateral than for ipsilateral distractors. On the other hand, when the distractor was displayed in the vicinity of an ipsilateral target, the two signals did not compete but rather cooperated due to the distributed spatial coding property of the SC. This should have systematically facilitated saccade onset irrespective of stimulus eccentricity, while as we have seen proximal distractors sometimes delayed saccade onset (Experiments 2a-b & 3).

Walker et al. (1997) proposed the alternative assumption that the remote distractor effect may operate downstream, at the level of the brainstem, and rely on the activity of omnipause neurons, which receive projections from the rostral SC. This allowed them to account for the similar effects of remote distractors displayed either contralaterally or ipsilaterally to the saccade target. This assumption is certainly consistent also with the above variations of the effect on saccade latency of proximal distractors, but it remains unclear to us how this would account for reduction of the global effect with foveal distractor stimuli. The reciprocity of the distractor effect on the latency and the accuracy of saccades, indeed suggests that both should operate at the same level. The possibility that saccade averaging operates downstream the SC has been raised (Edelman & Keller, 1998), but our recent findings argue against this interpretation (Casteau & Vitu, in preparation). Thus, although the exact locus of the effects of remote and proximal distractors on saccade latency remains to be determined, it is clearly obvious from the present data set that fixation-type mechanisms intervene in determining saccade latency.

CONCLUSION

=====

Not only remote, but also ipsilateral distractors displayed in the vicinity of the saccade target can affect saccade latency. While remote distractors systematically delay saccade onset, proximal distractors show a range of effects from facilitation to inhibition, and these are accompanied by modulations of the extent of saccade averaging. The critical variable which accounts best for the whole range of remote and proximal distractor effects is the relative eccentricity of distractor and target stimuli, but not the distance that separates them. When the eyes move towards an eccentric target stimulus thus seems to be under the control of a fixation, gating system, with lateral interactions within the collicular map having only a minor role.

REFERENCES

- =====
- Arai, K., Keller, E. L., & Edelman, J. A. (1994). Two-dimensional neural network model of the primate saccadic system. *Neural Networks*, 7(6-7), 1115-1135.
- Behan, M., & Kime, N. M. (1996). Intrinsic circuitry in the deep layers of the cat superior colliculus. *Vis Neurosci*, 13(6), 1031-1042.
- Benson, V. (2008). The influence of complex distractors in the remote distractor paradigm. *Journal of Eye Movement Research*, 2(3), 1,15.
- Benson, V. (2008). A Comparison of Bilateral Versus Unilateral Target and Distractor Presentation in the Remote Distractor Paradigm. *Experimental Psychology*, 55(5), 334,341.
- Bompas, A., & Sumner, P. (2011). Saccadic inhibition reveals the timing of automatic and voluntary signals in the human brain. *J Neurosci*, 31(35), 12501-12512.
- Born, S., & Kerzel, D. (2008). Influence of target and distractor contrast on the remote distractor effect. *Vision Research*, 48(28), 2805,2816.
- Born, S., & Kerzel, D. (2009). Congruency effects in the remote distractor paradigm: evidence for top-down modulation. *J Vis*, 9(9), 3 1-13.
- Buonocore, A., & McIntosh, R. D. (2008). Saccadic inhibition underlies the remote distractor effect. *Exp Brain Res*, 191(1), 117-122.
- Casteau, S., & Vitu, F. (2009). *Evidence for and against a role of lateral interactions in saccade generation*. Paper presented at the 15th European Conference on Eye Movement.
- Casteau, S., & Vitu, F. (in preparation). Mapping spatial-integration fields and their images in the Superior Colliculus: the neural bases of saccade generation in humans. .
- Chou, I. H., Sommer, M. A., & Schiller, P. H. (1999). Express averaging saccades in monkeys. *Vision Res*, 39(25), 4200-4216.

- Cohen, M. E., & Ross, L. E. (1978). Latency and accuracy characteristics of saccades and corrective saccades in children and adults. *J Exp Child Psychol*, 26(3), 517-527.
- Coren, S., & Hoenig, P. (1972). Effect of non target stimuli upon length of voluntary saccades. *Perceptual and Motor Skills*, 34(2), 499,508.
- Deubel, H., Findlay, J., Jacobs, A., & Brogan, D. (1988). Saccadic eye movements to targets defined by structure differences. *Eye Movement Research: Physiological and Psychological Aspects*, 107-145.
- Dorris, M. C., Olivier, E., & Munoz, D. P. (2007). Competitive integration of visual and preparatory signals in the superior colliculus during saccadic programming. *J Neurosci*, 27(19), 5053-5062.
- Edelman, J. A., & Keller, E. L. (1998). Dependence on target configuration of express saccade-related activity in the primate superior colliculus. *J Neurophysiol*, 80(3), 1407-1426.
- Edelman, J. A., & Xu, K. Z. (2009). Inhibition of voluntary saccadic eye movement commands by abrupt visual onsets. *J Neurophysiol*, 101(3), 1222-1234.
- Eggert, T., Sailer, U., Ditterich, J., & Straube, A. (2002). Differential effect of a distractor on primary saccades and perceptual localization. *Vision Res*, 42(28), 2969-2984.
- Fendrich, R., Demirel, S., & Danziger, S. (1999). The oculomotor gap effect without a foveal fixation point. *Vision Res*, 39(4), 833-841.
- Findlay, J. M. (1982). Global visual processing for saccadic eye movements. *Vision Research*, 22(8), 1033,1045.
- Findlay, J. M., & Walker, R. (1999). A model of saccade generation based on parallel processing and competitive inhibition. *Behav Brain Sci*, 22(4), 661-674; discussion 674-721.
- Gandhi, N. J., & Keller, E. L. (1997). Spatial distribution and discharge characteristics of superior colliculus neurons antidromically activated from the omnipause region in monkey. *J Neurophysiol*, 78(4), 2221-2225.

- Godijn, R., & Theeuwes, J. (2002). Programming of endogenous and exogenous saccades: evidence for a competitive integration model. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 28(5), 1039-1054.
- Griffiths, H., Whittle, J., & Buckley, D. (2006). The effect of binocular and monocular distractors on saccades in participants with normal binocular vision. *Vision Research*, 46(1,2), 72-81.
- Honda, H. (2005). The remote distractor effect of saccade latencies in fixation, offset and overlap conditions. *Vision Research*, 45(21), 2773-2779.
- Isa, T., & Yoshida, M. (2009). Saccade control after V1 lesion revisited. *Curr Opin Neurobiol*, 19(6), 608-614.
- Kalesnykas, R. P., & Hallett, P. E. (1994). Retinal eccentricity and the latency of eye saccades. *Vision Research*, 34, 4(517-531).
- Kopecz, K., & Schoner, G. (1995). Saccadic motor planning by integrating visual information and pre-information on neural dynamic fields. *Biol Cybern*, 73(1), 49-60.
- Krauzlis, R. J., Basso, M. A., & Wurtz, R. H. (1997). Shared motor error for multiple eye movements. *Science*, 276(5319), 1693-1695.
- Krauzlis, R. J., Liston, D., & Carello, C. D. (2004). Target selection and the superior colliculus: goals, choices and hypotheses. *Vision Res*, 44(12), 1445-1451.
- Lee, C., Rohrer, W. H., & Sparks, D. L. (1988). Population coding of saccadic eye movements by neurons in the superior colliculus. *Nature*, 332(6162), 357-360.
- Lee, P., & Hall, W. C. (2006). An in vitro study of horizontal connections in the intermediate layer of the superior colliculus. *J Neurosci*, 26(18), 4763-4768.
- Lévy-Schoen, A. (1969). Détermination et latence de la réponse oculomotrice à deux stimulus simultanés ou successifs selon leur excentricité relative. *L'Année Psychologique*, 69(2), 373 - 392.

Ludwig, C. J., Gilchrist, I. D., & McSorley, E. (2005). The remote distractor effect in saccade programming: channel interactions and lateral inhibition. *Vision Research*, 45(9), 1177-1190.

McIlwain, J. T. (1982). Lateral spread of neural excitation during microstimulation in intermediate gray layer of cat's superior colliculus. *J Neurophysiol*, 47(2), 167-178.

McSorley, E., & Findlay, J. M. (2003). Saccade target selection in visual search: accuracy improves when more distractors are present. *J Vis*, 3(11), 877-892.

Meeter, M., Van der Stigchel, S., & Theeuwes, J. (2010). A competitive integration model of exogenous and endogenous eye movements. *Biol Cybern*, 102(4), 271-291.

Meredith, M. A., & Ramoa, A. S. (1998). Intrinsic circuitry of the superior colliculus: pharmacophysiological identification of horizontally oriented inhibitory interneurons. *J Neurophysiol*, 79(3), 1597-1602.

Mize, R. R., Jeon, C. J., Hamada, O. L., & Spencer, R. F. (1991). Organization of neurons labeled by antibodies to gamma-aminobutyric acid (GABA) in the superior colliculus of the Rhesus monkey. *Vis Neurosci*, 6(1), 75-92.

Munoz, D. P., & Istvan, P. J. (1998). Lateral inhibitory interactions in the intermediate layers of the monkey superior colliculus. *J Neurophysiol*, 79(3), 1193-1209.

Munoz, D. P., & Wurtz, R. H. (1993a). Fixation cells in monkey superior colliculus. I. Characteristics of cell discharge. *J Neurophysiol*, 70(2), 559-575.

Munoz, D. P., & Wurtz, R. H. (1993b). Fixation cells in monkey superior colliculus. II. Reversible activation and deactivation. *J Neurophysiol*, 70(2), 576-589.

Olivier, E., Dorris, M. C., & Munoz, D. P. (1999). Lateral interactions in the superior colliculus, not an extended fixation zone, can account for the remote distracter effect. *Behavioral and Brain Sciences*, 22(4), 694-+.

- Olivier, E., Porter, J. D., & May, P. J. (1998). Comparison of the distribution and somatodendritic morphology of tectotectal neurons in the cat and monkey. *Vis Neurosci*, 15(5), 903-922.
- Ottes, F. P., Van Gisbergen, J. A., & Eggermont, J. J. (1985). Latency dependence of colour-based target vs nontarget discrimination by the saccadic system. *Vision Res*, 25(6), 849-862.
- Ottes, F. P., Van Gisbergen, J. A., & Eggermont, J. J. (1986). Visuomotor fields of the superior colliculus: a quantitative model. *Vision Res*, 26(6), 857-873.
- Reingold, E. M., Loschky, L. C., McConkie, G. W., & Stampe, D. M. (2003). Gaze-contingent multiresolutional displays: an integrative review. *Hum Factors*, 45(2), 307-328.
- Reingold, E. M., & Stampe, D. M. (2002). Saccadic inhibition in voluntary and reflexive saccades. *J Cogn Neurosci*, 14(3), 371-388.
- Reingold, E. M., & Stampe, D. M. (2003). Using the saccadic inhibition paradigm to investigate saccadic control in reading. In J. Hyona, R. Radach & H. Deubel (Eds.), *The mind's eye: cognitive and applied aspects of eye movements*. (pp. 347-360). Amsterdam: Elsevier.
- Robinson, D. A. (1972). Eye movements evoked by collicular stimulation in the alert monkey. *Vision Res*, 12(11), 1795-1808.
- Ross, L. E., & Ross, S. M. (1980). Saccade latency and warning signals: stimulus onset, offset, and change as warning events. *Percept Psychophys*, 27(3), 251-257.
- Ross, S. M., & Ross, L. E. (1981). Saccade latency and warning signals: effects of auditory and visual stimulus onset and offset. *Percept Psychophys*, 29(5), 429-437.
- Sailer, U., Eggert, T., & Straube, A. (2002). Implications of distracter effects for the organization of eye movements, hand movements, and perception. *Prog Brain Res*, 140, 341-348.

- Sumner, P., Adamjee, T., & Mollon, J. D. (2002). Signals invisible to the collicular and magnocellular pathways can capture visual attention. *Curr Biol*, 12(15), 1312-1316.
- Tam, W. J. (1999). Ocular disengagement inhibited by target onset in periphery? Commentary on J. M. Findlay and R. Walker. *Behav Brain Sci*(22), 698.
- Trappenberg, T. P., Dorris, M. C., Munoz, D. P., & Klein, R. M. (2001). A model of saccade initiation based on the competitive integration of exogenous and endogenous signals in the superior colliculus. *J Cogn Neurosci*, 13(2), 256-271.
- van Opstal, A. J., & van Gisbergen, J. A. (1989). A model for collicular efferent mechanisms underlying the generation of saccades. *Brain Behav Evol*, 33(2-3), 90-94.
- Vitu, F. (2008). About the global effect and the critical role of retinal eccentricity: Implications for eye movements in reading. *Journal of Eye Movement Research*, 2(3), 1-18.
- Vitu, F., Lancelin, D., Jean, A., & Farioli, F. (2006). Influence of foveal distractors on saccadic eye movements: a dead zone for the global effect. *Vision Res*, 46(28), 4684-4708.
- Walker, R., Deubel, H., Schneider, W. X., & Findlay, J. M. (1997). Effect of remote distractors on saccade programming: evidence for an extended fixation zone. *J Neurophysiol*, 78(2), 1108-1119.
- Walker, R., Mannan, S., Maurer, D., Pambakian, A. L., & Kennard, C. (2000). The oculomotor distractor effect in normal and hemianopic vision. *Proc Biol Sci*, 267(1442), 431-438.
- Watanabe, M., Kobayashi, Y., Inoue, Y., & Isa, T. (2005). Effects of local nicotinic activation of the superior colliculus on saccades in monkeys. *J Neurophysiol*, 93(1), 519-534.
- Weber, H., Aiple, F., Fischer, B., & Latanov, A. (1992). Dead zone for express saccades. *Exp Brain Res*, 89(1), 214-222.
- Weber, H., & Fischer, B. (1994). Differential effects of non-target stimuli on the occurrence of express saccades in man. *Vision Res*, 34(14), 1883-1891.

- White, B. J., Gegenfurtner, K. R., & Kerzel, D. (2005). Effects of structured nontarget stimuli on saccadic latency. *J Neurophysiol*, 93(6), 3214-3223.
- Wilimzig, C., Schneider, S., & Schoner, G. (2006). The time course of saccadic decision making: dynamic field theory. *Neural Netw*, 19(8), 1059-1074.
- Wurtz, R. H., Richmond, B. J., & Judge, S. J. (1980). Vision during saccadic eye movements. III. Visual interactions in monkey superior colliculus. *J Neurophysiol*, 43(4), 1168-1181.

ACKNOWLEDGMENTS

=====

The present work was supported by a grant ("allocation de recherche") from the French Ministry of Research (2008-2011) attributed to S. Casteau and French-German ANR-DFG grants (#ANR-07-FRAL-014; ANR-10-FRAL-009-01) attributed to F. Vitu. It was presented in parts at ECEM 14 in Potsdam and ECVP in Utrecht. The authors would like to thank D. Munoz his suggestion during the ECEM 14 conference, to convert angular coordinates into collicular coordinates, and R. Engbert, J. Findlay and R. Walker for their insightful comments.

Chapitre 3

Cartographie des champs d'intégration spatiale et de leur image au niveau du colliculus supérieur chez l'homme

1. Contexte de l'étude et Objectifs

Dans les études présentées au Chapitre 2, nous nous sommes principalement focalisées sur l'effet d'un distracteur présenté à une faible excentricité. Notre but était principalement de faire la distinction entre les différents modèles rendant compte de la latence des saccades. Les études présentées ici testaient l'effet d'un distracteur sur la métrique et la latence des saccades pour une plus large gamme d'excentricités du distracteur et de distances entre le distracteur et la cible. L'objectif était double. Le premier était de tester l'hypothèse commune aux différents modèles, selon laquelle la métrique des saccades, et plus précisément l'effet global, reflète la distribution du codage spatial (ou codage par populations) au niveau du colliculus supérieur (Chapitre 1, Section 4). Le second objectif était de mettre à nouveau à l'épreuve l'hypothèse des interactions latérales pour la détermination de la métrique et de la latence des saccades.

Le colliculus supérieur joue un rôle primordial dans la programmation des mouvements oculaires (voir Chapitre 1, Section 2). Les neurones des couches superficielles, intermédiaires et profondes ont une résolution spatiale faible, c'est-à-dire qu'ils ne codent pas une position unique dans l'espace visuel, mais un ensemble de positions. Leurs champs récepteurs sont larges et se chevauchent, et ce d'autant plus qu'ils codent des positions plus périphériques (Goldberg & Wurtz, 1972a; McIlwain, 1975). Corrélativement, lorsqu'un stimulus est présenté dans le champ visuel, ce n'est pas un seul neurone qui va coder pour sa position, mais toute une population de neurones. Chaque point dans l'espace visuel forme un nuage de points sur la carte sensorielle et du fait de la magnification fovéale, ce nuage a la même taille quelle que soit la position de l'espace codé (McIlwain, 1975). De ce fait, l'amplitude et la direction d'une saccade vers un point donné de l'espace résulte de l'activité

d'une population de neurones codant pour différentes amplitudes et directions. Les paramètres spatiaux de la saccade réalisée seront définis par la moyenne pondérée de l'activité de toute la population de neurones activés. Ainsi, lors d'une double stimulation visuelle, les yeux se déplacent vers le centre de gravité de la configuration visuelle formée par les stimuli (Coren & Hoenig, 1972; Findlay, 1982).

Ce modèle général fait des prédictions précises quant à l'effet global. La première est que l'effet global devrait diminuer à mesure que la distance angulaire entre les stimuli augmente, et ce jusqu'à une distance seuil au-delà de laquelle l'effet devrait s'annuler. La seconde prédiction est que cette distance maximale, quand exprimée en degrés d'angle visuel, devrait augmenter à mesure que les stimuli sont plus éloignés de la fovéa, reflétant ainsi l'augmentation de la taille des champs récepteurs des neurones à mesure que ceux-ci codent pour des positions plus périphériques du champ visuel. La troisième prédiction résultant de la magnification fovéale et de la notion d'image constante des champs récepteurs, indique que la distance seuil pour un effet global devrait être constante lorsqu'elle est convertie en millimètres de surface colliculaire.

L'objectif principal des études réalisées ici était donc de tester ces prédictions à partir de la mesure de la distance maximale séparant deux stimuli pour l'observation d'un effet global (ou champ d'intégration spatiale), et cela pour différentes excentricités des stimuli par rapport au point de fixation, mais aussi différentes directions. La manipulation conjointe de la distance et de l'excentricité permettait une estimation de la taille des champs d'intégration spatiale en degrés d'angle visuel à différentes positions dans l'espace, alors que la conversion de cette mesure en coordonnées colliculaires, effectuée en utilisant le modèle du colliculus supérieur chez le singe, développé par Ottes et al. (1986) permettait la mesure hypothétique de leur image sur le colliculus supérieur. La manipulation de la direction des stimuli permettait quant à elle d'estimer l'orientation des champs d'intégration spatiale, et donc de déterminer si elle reproduit l'orientation des champs récepteurs des neurones du colliculus supérieur comme observé chez le chat (McIlwain, 1975) et chez le singe (Goldberg & Wurtz, 1972a), à savoir une orientation horizontale le long du méridien horizontal et une orientation verticale le long du méridien vertical.

Selon le modèle des interactions latérales, les mécanismes d'intégration spatiale sont relayés par des connexions excitatrices entre des neurones voisins sur la carte du colliculus (séparés par une distance inférieure a priori à 1 mm chez le singe ; Dorris et al., 2007 ; voir aussi Ottes et al. 1986) et des connexions inhibitrices entre des populations éloignées (> 1

mm). Ce modèle renforce donc l'idée selon laquelle les champs d'intégration spatiale devraient avoir une image de taille constante sur l'ensemble de la carte colliculaire et par conséquent quelle que soit l'excentricité des stimuli présentés. Au chapitre 2, nous avons observé un effet global quelle que soit l'excentricité du distracteur, à l'exception des cas où le distracteur était présenté au niveau du point de fixation. Néanmoins, alors que nous avons pris soin de choisir des distances entre distracteur et cible inférieures à 1 mm, lorsque converties en coordonnées colliculaires, l'effet global tendait à être beaucoup plus faible lorsque le distracteur se rapprochait de la fovéa et notamment lorsqu'il avait une excentricité inférieure à 1°. Nous avons privilégié une interprétation en termes de compétition entre neurones de fixation et neurones de mouvement, en partant du principe que l'intégration spatiale se fait dans une zone de taille constante au sein de la carte colliculaire et que cette zone est de l'ordre d'environ 1 mm chez l'homme aussi. Il reste cependant possible que la portée des excitations locales soit moindre chez l'homme que chez le singe ou bien encore que chez l'homme comme chez le singe, l'image sur le colliculus des champs d'intégration spatiale ne soit pas fixe, auquel cas cela remettrait en cause l'interprétation classique de l'effet global.

Comme nous l'avons vu au chapitre précédent, le modèle des interactions latérales tente de rendre compte des latences des saccades à partir du même principe. Il suppose que lorsque le distracteur est présenté dans le voisinage de la cible, les connexions excitatrices entre les populations neuronales codant pour les deux stimuli accélèrent le départ de la saccade. A l'inverse, lorsque la distance entre cible et distracteur est grande (c'est-à-dire supérieure à 1 mm colliculaire), des interactions inhibitrices entre les deux sites activés ralentissent le départ de la saccade. Nos premières données allaient à l'encontre de cette interprétation. Elles montraient contrairement aux prédictions faites par ce modèle que l'effet des distracteurs éloignés et proximaux sur la latence des saccades variait principalement en fonction de l'excentricité relative du distracteur et de la cible, et non pas de la distance les séparant, que celle-ci soit exprimée en degrés d'angle visuel ou en millimètres colliculaires.

Néanmoins, il est possible à nouveau que le statut particulier des stimuli présentés à de faibles excentricités ait empêché un test approprié de cette hypothèse. Notre second objectif ici était donc de tester de façon plus systématique qu'au chapitre 2, les prédictions du modèle d'interactions latérales en recherchant s'il existe un seuil de distance entre le distracteur et la cible, à partir duquel l'effet du distracteur sur la latence s'inverse, passant d'une facilitation pour les plus courtes distances à une inhibition. De façon importante, ce seuil devrait

correspondre à celui estimé pour la disparition de l'effet global du fait de la similarité des processus sous-jacents à la détermination de la métrique et de la latence dans ce cadre théorique.

2. Approche expérimentale et résultats principaux

Trois expériences ont donc été réalisées afin d'estimer la distance maximale entre deux stimuli pour l'observation d'un effet global, et cela à différentes positions dans un quadrant du champ visuel, et déterminer si ces champs d'intégration visuelle ont une image de taille fixe sur un colliculus supérieur théorique. La mesure conjointe des latences des saccades permettait quant à elle d'investiguer si comme prédit par le modèle d'interactions latérales, il existe une distance seuil, a priori la même, à partir de laquelle l'effet du distracteur sur la latence passe d'une facilitation à une inhibition.

De façon similaire aux expériences réalisées dans le Chapitre 2, deux conditions étaient utilisées : une condition expérimentale, dans laquelle la cible était présentée simultanément avec un distracteur, et une condition contrôle, dans laquelle la cible apparaissait seule. Contrairement aux études précédentes, cible et distracteur étaient toujours présentés dans le même hémichamp (droit), mais encore une fois la cible était toujours plus excentrée que le distracteur, cela afin de minimiser l'incertitude de la position relative des deux stimuli et l'intervention de processus décisionnels de haut niveau. Étaient manipulées l'excentricité du distracteur (0° à 6°) et la distance entre cible et distracteur (1° à $7-9^\circ$) sur l'axe horizontal uniquement dans les expériences 1a et 1b et sur les différents axes obliques dans l'expérience 2.

2.1. La métrique des saccades

Les résultats observés dans les expériences 1a et 1b ont montré de manière générale une diminution de l'effet global avec l'augmentation de la distance entre cible et distracteur, mais la distance maximale à laquelle l'effet global devenait négligeable variait avec l'excentricité du distracteur. Ainsi, pour une même distance (e.g. 5°), on observait une absence d'effet global pour une faible excentricité (e.g. 2°) mais un effet global toujours présent pour une excentricité plus grande (e.g. 4°). En convertissant les distances angulaires

en distance colliculaires, nous avons remarqué qu'au-delà d'une distance colliculaire relativement fixe, l'effet global tendait à disparaître. Ainsi, la distance critique entre cible et distracteur au-delà de laquelle l'on cessait d'observer un effet global était mieux exprimée en coordonnées colliculaires ; elle était d'environ 0.9 mm (0.92 et 0.95mm pour les expériences 1a et 1b respectivement). Une légère variation de cette distance était tout de même observée entre les distracteurs présentés à 2 et 4° dans l'expérience 1b, allant dans le sens d'une distance seuil plus faible pour les stimuli les plus proches de la fovéa ce qui ne coïncidait pas complètement avec l'hypothèse d'interactions latérales, ni même avec l'idée selon laquelle les champs d'intégration spatiale ont une taille parfaitement constante sur tout le champ visuel. En résumé, au plus les stimuli sont présentés de façon excentrée le long de l'axe horizontal, au plus les champs d'intégration spatiale sont larges, mais leur taille est quand à elle relativement stable aux différentes positions sur la carte rétinotopique du colliculus supérieur (voir aussi McIlwain, 1975). Ces observations suggèrent également que les champs d'intégration chez l'homme sont fortement équivalents aux champs récepteurs chez le primate, puisque leur taille a été évaluée à 1 mm (Ottes et al., 1986 ; voir aussi Dorris et al. 2007).

Dans l'expérience 2, nous avons présenté les stimuli sur les axes horizontaux et verticaux mais également obliques, ceci dans le but de mieux caractériser les champs d'intégration spatiale chez l'homme, c'est-à-dire quantifier non seulement leur taille mais également leur orientation. Le pattern observé lors de la présentation sur l'axe horizontal était le même que lors des deux expériences précédentes, à savoir une saccade qui avait tendance à atterrir à une position intermédiaire entre les deux stimuli, et ce de façon plus importante pour des petites séparations angulaires entre cible et distracteur. Inversement, lorsque les stimuli étaient présentés le long du méridien vertical, la saccade avait tendance à atterrir de façon précise sur la cible, l'effet du centre de gravité étant quasiment totalement absent, et ce même pour les plus petites distances. Au plus les stimuli étaient présentés proche de l'axe vertical, au moins la saccade avait tendance à atterrir au centre de gravité La distance maximale pour l'effet global était donc déjà atteinte pour les distances les plus petites (1-2°) lorsque les stimuli étaient sur ou proches de l'axe vertical. Donc, la distance maximale au-delà de laquelle l'effet global tendait à disparaître était minimale pour les conditions 80 et 90° (3° et 3.4° respectivement) et augmentait à mesure que l'axe de présentation se rapprochait de l'horizontal ; la seule exception concernait l'axe de 22.5° qui montrait une distance seuil plus

élevée que le long de l'axe horizontal. De plus, comme dans les expériences 1a et 1b, la distance seuil était plus élevée pour les stimuli présentés à de plus grandes excentricités.

Concernant la présentation sur l'axe horizontal, l'on remarque que dans cette expérience, la distance angulaire seuil était estimée à 3.5° et 6.4° pour des excentricités de 2° et 4° respectivement, alors que nous avons observé des distances seuil de 4.7° et 6.4° dans l'expérience 1a et de 3.9° et 7.2° dans l'expérience 1b pour les mêmes excentricités (2° et 4°). Ainsi, les distances angulaires au-delà desquelles l'effet global tend à disparaître lorsque les stimuli sont présentés sur l'axe horizontal sont relativement stables aux travers de nos trois études. Ici également les différences observées entre les différentes conditions peuvent être attribuées à la non homogénéité des projections sur la carte colliculaire ou encore magnification fovéale. Ainsi, lorsque l'on regarde la distance seuil maximale mais en distances colliculaires cette fois-ci, on remarque que quel que soit l'angle de présentation des stimuli, et leur excentricité, la distance seuil critique était peu ou prou la même, c'est-à-dire de l'ordre de 0.9 mm. Elle était donc du même ordre que celle observée dans les études 1a et 1b (0.92 et 0.95 mm respectivement). Une exception concernait la condition de 22.5° qui, comme nous l'avions remarqué pour la distance angulaire, présentait une distance seuil plus importante, estimée à 1.16mm. Une autre exception était la différence entre les seuils estimés pour des excentricités de 2° et 4° le long de l'axe horizontal comme dans les expériences précédentes.

Il semblerait donc que l'effet du centre de gravité soit plus présent lorsque les stimuli sont présentés le long de l'axe horizontal que lorsqu'ils sont présentés le long de l'axe vertical, et que la taille des champs d'intégration spatiale ne soit pas la même que l'on soit sur un méridien ou l'autre. Cela suggère donc que la taille des champs d'intégration dépend non seulement de l'excentricité des stimuli mais également de leur orientation sur le champ visuel. Au plus l'on se rapproche du méridien vertical, au plus les champs d'intégration sont de petite taille, ce qui est également le cas lorsque l'on se rapproche du centre de la fovéa. Etant donné que la distance seuil maximale, lorsqu'elle est exprimée en millimètres de surface colliculaire, est relativement constante quelle que soit l'excentricité des stimuli et leur direction, même verticale, la forte réduction de l'effet global le long de l'axe vertical semble être principalement le résultat de la distorsion de la représentation de l'espace visuel au niveau de la carte colliculaire rétinotopique. Par ailleurs, le fait que l'on ait obtenu des estimations de seuil colliculaire constantes à partir de la mesure de l'amplitude radiale des saccades permet de faire la supposition que l'orientation des champs d'intégration spatiale suit les différents

axes du champ visuel. Elle tend par conséquent à être horizontale dans la région proche du méridien horizontal et verticale le long du méridien vertical, ce qui est en accord avec les données rapportées chez le chat (McIlwain, 1975) et chez le singe (Goldberg & Wurtz, 1972a). Le fait néanmoins que l'image des champs d'intégration spatiale sur le colliculus supérieur ne soit pas parfaitement fixe, et qu'elle tende à diminuer lorsque l'on se rapproche de la zone fovéale ($\sim 2^\circ$) est en accord avec les données que nous avons rapportées au Chapitre 2, et pourrait être l'effet des interactions entre neurones de fixations et neurones de mouvement, si tant est que les premiers se distinguent fonctionnellement des seconds.

2.2. La latence des saccades

Le second objectif de ces études était de tester les prédictions de l'hypothèse d'interactions latérales en ce qui concerne la latence des saccades. Selon cette hypothèse, l'on s'attendait à ce que la latence soit augmentée lorsque les stimuli étaient présentés à une grande distance l'un de l'autre, et inversement, l'on s'attendait à une réduction de la latence, soit un effet facilitateur du distracteur sur le déclenchement de la saccade lorsque les stimuli étaient présentés à une faible distance. Les résultats ont montré au travers des trois études qu'il y avait une légère augmentation de la latence des saccades lorsque la séparation angulaire entre la cible et le distracteur augmentait. Néanmoins, l'effet du distracteur comme estimé à partir du calcul de la différence de latence entre la condition expérimentale et la condition contrôle sans distracteur, n'a pas révélé le pattern prédit par l'hypothèse des interactions latérales. L'effet d'un distracteur présenté en fovéa, systématiquement inhibiteur, diminuait avec la distance angulaire, alors que l'effet d'un distracteur plus excentrique était soit principalement inhibiteur (comme pour l'excentricité de 2°), soit principalement nul (excentricité de 4 et 6°). Et de façon générale, seuls les distracteurs présentés à une distance extrêmement faible de la cible ($1-2^\circ$) tendaient à très légèrement réduire la latence, bien que non significativement le plus souvent. Par contre, l'effet du distracteur variait toujours significativement avec l'excentricité du distracteur et dans les trois expériences il tendait à devenir plus systématiquement inhibiteur à mesure qu'il s'approchait de la fovéa.

Tout comme pour la métrique, nous avons regardé l'effet du distracteur sur la latence en fonction de la distance colliculaire séparant les stimuli. Au travers des différentes excentricités du distracteur seulement, il y avait une tendance à ce que l'effet du distracteur devienne de plus en plus inhibiteur à mesure que la distance colliculaire augmente.

Néanmoins, contrairement à ce que l'on a observé sur la métrique, la variabilité était très importante, et il n'apparaissait pas clairement de distance seuil au-delà de laquelle l'effet du distracteur sur la latence devenait inhibiteur. De plus, des effets facilitateurs apparaissaient pour des distances où un effet global n'avait pas été observé (i.e. lorsque la distance colliculaire était supérieure à 0.9 mm), c'est-à-dire là où l'hypothèse d'interactions latérales aurait prédit un effet inhibiteur.

Plusieurs de nos observations étaient donc en désaccord avec l'hypothèse des interactions latérales. Selon cette hypothèse, le facteur critique pour rendre compte de la programmation des saccades est la distance inter-stimuli. Nos résultats ont montré effectivement que la latence et l'effet du distracteur sur la latence tendaient à varier en fonction de la distance, mais pas toujours dans le sens prédit. Notamment, lorsque le distracteur était présenté au niveau de la zone fovéale, il montrait systématiquement l'effet inverse à celui attendu. Ces résultats rappellent ceux obtenus lors des études réalisées au projet n°1 (Chapitre 2). Le second argument est que, contrairement à l'effet observé sur la métrique, nous n'observons pas de distance seuil au-delà de laquelle l'effet du distracteur sur la latence s'inverse et passe d'une facilitation à une inhibition. Au contraire, il semblerait que les résultats obtenus sur la latence penchent en faveur de l'hypothèse d'un système de fixation, qui permet de rendre compte de l'augmentation drastique de la latence lorsque le distracteur est présenté en fovéa et de l'effet inverse de la distance dans ce cas précis. D'ailleurs, l'effet du distracteur sur la latence présentait une relation relativement claire en fonction du ratio entre l'excentricité du distracteur et l'excentricité de la cible ; plus le ratio augmentait, plus l'effet du distracteur, inhibiteur pour les plus faibles ratios, diminuait, pour devenir facilitateur à partir d'un ratio de .8.

3. Conclusion

Les résultats obtenus dans ces trois études suggèrent donc que les champs d'intégration spatiale des stimuli présentés dans le champ visuel ont tendance à augmenter au fur et à mesure que les stimuli sont présentés plus en périphérie sur l'axe horizontal. Par ailleurs, comme il a été montré dans l'expérience 2, la forme de ces champs d'intégration prend en compte à la fois la position des stimuli mais également leur direction par rapport au point de fixation. Il semble qu'ils soient de forme oblongue, plus large que haute lorsque les

stimuli sont présentés le long de l'axe horizontal et inversement, plus haute que large lorsqu'ils sont présentés le long de l'axe vertical. Enfin, si les champs d'intégration font montre d'une grande variation en terme de taille angulaire, ils sont toutefois relativement stables en terme de taille colliculaire, puisque l'étendue moyenne observée pour les trois expériences réunies est de 0.91mm. Ces résultats sont donc en accord avec l'hypothèse générale selon laquelle l'effet global reflète le codage distribué au sein du colliculus supérieur. Ils sont aussi en accord avec les prédictions de l'hypothèse des interactions latérales, bien qu'ils ne permettent pas d'affirmer que des interactions latérales sous-tendent en effet l'effet global. De façon certaine, cependant, les résultats que nous avons obtenus pour la latence des saccades invalident l'hypothèse des interactions latérales telle qu'elle est formulée dans les modèles actuels. L'absence d'une distance colliculaire seuil au-delà de laquelle l'effet du distracteur évolue de la facilitation à l'inhibition est clairement en contradiction avec cette hypothèse. De plus, après avoir analysé les résultats en fonction du ratio, il apparaît que ce dernier rend mieux compte de l'effet d'un distracteur sur la latence des saccades, confortant à nouveau l'hypothèse d'un système de fixation.

Mapping spatial-integration fields and their images in the Superior Colliculus: A tool to explore the neural bases of saccade generation in humans

Soazig Casteau & Françoise Vitu

*Laboratoire de Psychologie Cognitive, CNRS, Université de Provence,
Marseille, France*

En préparation pour soumission à :

Journal of Neuroscience

Abbreviated title: Mapping Saccade averaging in humans

For correspondence and reprints, please write to:

Françoise Vitu-Thibault,
Laboratoire de Psychologie Cognitive,
CNRS, Université de Provence,
Centre St Charles, Bâtiment 9, Case D,
3 Place Victor Hugo, 13331 Marseille Cedex 03.
Francoise.Vitu-Thibault@univ-provence.fr
Phone: 33 (0)4 13 55 09 96 / Fax: 33 (0)4 13 55 09 98

ABSTRACT

=====

The Superior Colliculus (SC), a miniature, midbrain structure plays a central role in the control of saccadic eye movements. Here, we show, based on human behavioral data, (1) that the distributed spatial coding property of the SC underlies the computation of saccade metrics, and (2) that the internal circuitry of the SC may possibly contribute to determine where, but not when the eyes move. Spatial-integration fields, as measured by the maximum-threshold distance between two visual stimuli for a global effect (or deviation of the eyes to an intermediate location between the stimuli), exhibit the same properties as the receptive fields of collicular neurons. They become larger as they move further towards the periphery as well as away from the vertical meridian, and they tend to be potatoes-like shapes pointing towards the fovea. Most importantly, their image on the distorted map of the SC, thus when foveal magnification is taken into account, is relatively invariant in size across the motor map (0.9 mm), being only smaller towards the representation of the fovea. The previous finding that excitatory activity spreads within about 1 mm of the SC in monkeys may suggest that short-range excitation within the collicular map contributes to distribute spatial coding and to reduce saccade accuracy. However, local excitation does not urge the eyes to move, and long-range inhibition does not delay saccade onset. Our results thus challenge the dominant neural-field account of saccade generation, but comfort the more widely-accepted view that the SC has poor spatial resolution, even in humans, and that it strongly constrains where our eyes move.

INTRODUCTION

Several regions of the brain are involved in the control of saccadic eye movements, but the Superior Colliculus (SC), a miniature, midbrain structure which only roughly encodes stimulus location has been attributed a particularly central role. One reason is in fact its poor resolution, or distributed spatial-coding property, which presumably underlies the spontaneous tendency of monkeys as well as humans to move their eyes towards the center of gravity of a set of distinct visual objects in the periphery (or global effect; Findlay, 1982).

Neurons in the retinotopically-organized sensory and motor maps contained respectively in the superficial and deeper layers of the SC are not finely tuned to specific locations in space, but instead have large and overlapping receptive/movement fields (Goldberg & Wurtz, 1972a; McIlwain, 1975; Sparks, Holland & Guthrie, 1976). A single point in space thus activates not just one single neuron, but a population of neurons in the sensory map, while the activity of a population of neurons in the motor map likely precedes the execution of a saccade to a given location in space. At a larger scale, when several visual objects are simultaneously displayed at nearby locations, overlapping populations of neurons become activated. This presumably favors the build up of activity at an intermediate location in the motor map, and in turn the execution of a saccade of average direction and amplitude (Lee, Rohrer & Sparks, 1988; Robinson, 1972; van Opstal & van Gisbergen, 1989).

A number of neural and behavioral data are consistent with the assumption that the global effect reflects distributed spatial coding in the SC (Findlay & Walker, 1999; Vitu, 2008). Still, some studies suggest that the effect could form upstream (i.e. the Frontal Eye Fields or FEF; Robinson & Fuchs, 1969) and possibly reflect, at least in some conditions, high-level visuo-motor plans aimed at optimizing visual information intake (He & Kowler, 1989). Others indicate that the effect shapes up, but may not be complete in the deeper layers

of the SC (Edelman & Keller, 1998). Here, we re-assessed the locus of the global effect, using the specific geometry of the SC, or its distorted representation of visual space, as a predictor of saccadic behaviour. Due to non-homogenous visual afferent mapping from the retina, collicular neurons have increasingly larger receptive fields as they encode for more peripheral locations, but a point in visual space influences neuronal activity within an area of relatively constant size across the sensory map (McIllwain, 1975; 1986). If the global effect indeed reflects collicular mechanisms, then the area in visual space where the presentation of two visual stimuli generates center-of-gravity responses, hereby referred to as spatial-integration field, should become greater in size as stimuli are presented further towards the periphery. However, the corresponding image in collicular space should be relatively invariant.

We thus mapped humans' spatial-integration fields, by measuring the maximum-threshold distance at which a distractor stimulus deviates the eyes from a saccade-target object, along various axes in an entire quadrant of the visual field. We then calculated the fields' image on a theoretical visuo-motor map, using Ottes, Van Gisbergen and Eggermont's (1986) model of the SC in monkeys. Then, we tested whether similar estimates could be obtained, by measuring the distractor effect on saccade latency. Neural-field models indeed make the strong postulate that short-range excitatory connections within the motor map boost the execution of averaging saccades, while long-range inhibition delays the onset of precise saccades to the target object (e.g., Trappenberg, Dorris, Munoz & Klein, 2001).

MATERIALS AND METHODS

=====

Three experiments were conducted. In Experiment 1a and 1b, stimuli were displayed on the horizontal meridian. In Experiment 2, stimuli appeared on varying axes, from the

horizontal to the vertical meridian. All three experiments relied on the same paradigm and were run using the same equipment and software.

Observers

Eight individuals participated in both Experiments 1a and 1b (7 females and 1 male and 5 females and 3 males respectively); seven individuals (5 females and 2 males) participated in Experiment 2. Participants were university students, aged between 18 and 23 years. They all reported having normal vision and were unaware of the purpose of the experiment. They gave their informed consent prior to their participation to the study, which was run in accordance with the ethical standards (1964 Declaration of Helsinki).

Stimulus Material & Equipment

Stimuli were displayed on a 17-inch CRT monitor with 60-Hz refresh rate, at a distance of 850 mm from the participant's eyes. They were geometric, contour forms. The target was an isosceles triangle (basis: $.26^\circ$, side: $.23^\circ$). In Experiments 1a-b, this was oriented upwards in half the trials and downwards in the other half. In Experiment 2, it was always oriented upwards, but on half the trials it contained an extra lighted pixel in its center. The distractor was a circle (diameter: $.20^\circ$). Distractor and target were displayed in white on a black background, and had a luminance of 9 cd/m^2 . The room was dark, except for a dim, indirect light source.

The eye movements of participants were recorded with a Dual-Purkinje-Image Eye-Tracker (Fourward Technologies, Inc.), which samples the right eye position every millisecond and with an accuracy of 10 min of arc; their head movements were restrained with a forehead rest and a bite bar. The eye tracker was connected with a 486 IBM-PC compatible computer, which recorded and analyzed both the eye-movement signal and button

press online. Eye-movement data were continuously sent from the first computer to a second, 486 IBM-PC compatible computer which controlled the visual presentation of the stimuli, thus allowing eye-movement contingent stimulus presentation. Eye movements were analyzed online and re-treated offline, using the software developed at the Catholic University of Leuven (Belgium) by Van Rensbergen and de Troy. Vision was binocular.

Procedure and Design

Each block of trials started after setting up the eye tracker and running a calibration phase. During calibration, 15 dots were presented successively on the entire screen, five points on both diagonal axes and five points around the horizontal midline of the screen. Participants were asked to fixate very precisely at each dot location, while simultaneously pressing a button; when they did so, the dot disappeared and reappeared at another location. If the correlation between the actual and the estimated eye locations was satisfactory (more than .99), the block of trials began. Otherwise another calibration phase was initiated.

The procedure on each trial is illustrated in Figure 1A. A fixation stimulus was initially displayed on the computer screen; this consisted of two vertically-aligned bars ($0.03^\circ \times 0.33^\circ$) in Experiments 1a-b and two crossed bars ($0.03^\circ \times 0.3^\circ$) in Experiment 2. Its horizontal and vertical coordinates as measured from the top left corner of the $21^\circ \times 16^\circ$ screen were respectively $3^\circ \times 8^\circ$ and $3^\circ \times 13.5^\circ$. When the computer detected a fixation within a small vertical-rectangle area ($0.3^\circ \times 1^\circ$ and $0.3^\circ \times 0.4^\circ$ in Experiments 1a-b and 2 respectively) around the center of the bars, these were removed and the stimuli (the target and the distractor in the experimental condition, and only the target in the control condition) were simultaneously displayed (0-ms gap). Stimuli were always presented along the same axis (the horizontal meridian in Experiments 1a-b (see Figure 1B) and one of six possible axes, 0° , 22.5° , 45° , 67.5° , 80° and 90° depending on the block series in Experiment 2; see Figure 1C),

and in the same hemifield when this applied. In the experimental condition, the distractor appeared at variable eccentricities from the fixation point (0° , 2° , 4° and 6° in Experiments 1a-b and 2° and 4° in Experiment 2) and variable distances from the target ($1-7^\circ$ in Experiments 1a and 2, and $1-9^\circ$ in Experiment 1b), being always less eccentric than the target. The eccentricity of the target varied accordingly, being the sum of the eccentricity of the distractor and the inter-stimulus distance ($1-13^\circ$, $1-15^\circ$, and $3-11^\circ$ in Experiments 1a, 1b and 2 respectively). In the no-distractor control condition, the range of target eccentricities was the same, except in Experiment 2 where an additional eccentricity (2°) was added for estimation of the global effect (see below).

Participants were instructed to move their eyes as quickly and as accurately as possible to the target, while ignoring the distractor; then, they performed a discrimination task on the target by pressing the right or the left hand button depending on their response; in Experiments 1a-b, they were asked to indicate whether the triangle (target) was oriented upwards or downwards, and in Experiment 2, they had to indicate whether or not the triangle contained a centered dot. To encourage participants to move their eyes precisely to the target, button press could only be made after the participant's eye had crossed an invisible boundary located one degree in front of the target. Following button press, the stimuli were removed and two symbols (a number and a letter, 'C' or 'F') were displayed for one second in the bottom left quadrant of the screen in Experiments 1a-b and the top right quadrant in Experiment 2; these indicated respectively the trial number and whether the participant's response was correct or false. This latter phase served breaking the rhythm associated with the saccade target task, and hence discouraged anticipatory saccades. After a delay of 1 second, a new trial began.

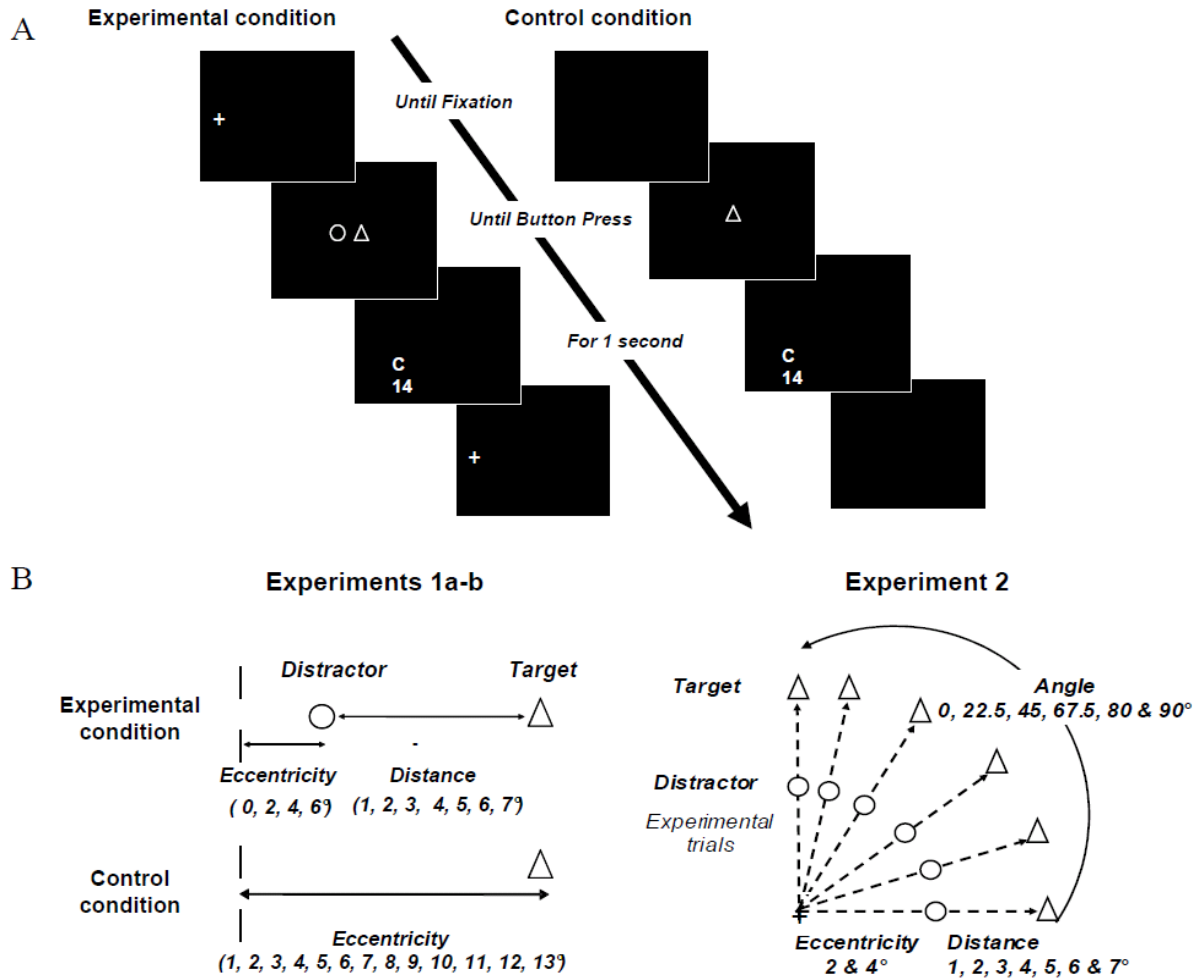


Figure 1. (A) Sequence of events in control and experimental trials (see Materials and Methods). In the example, stimuli were presented on the horizontal meridian. The triangle was the target to which participants were instructed to move their eyes to, and the circle was the distractor. In the last screen frame, the digits corresponded to the trial number and the letter indicated whether the participant's response was Correct or False. (B) Illustration of the range of conditions tested in Experiments 1a-b and 2.

All participants ran all conditions. In Experiments 1a-b, there were 40 repetitions per combination of each factor level, which resulted in a total of 1640 and 2040 trials respectively; about 30% of the trials were control trials with no distractor. These were divided into 20 blocks of 82 and 102 trials respectively. All conditions were distributed equally across blocks; they were presented in a random order in each block. All blocks were run in one single session of about three hours, which also included a practice block of 41 and 51 trials respectively. In Experiment 2, there were 30 repetitions per condition and as a result a total of 4320 trials, with 41.6% of the trials being control trials with no distractor. These were split

across 36 blocks of 120 trials, with 6 blocks for each distractor/target direction; the different distractor eccentricities and inter-stimulus distances were distributed equally across blocks, but presented in a random order within each block. The experiment was run over a single day, divided in two sessions, one session of 3 hours in the morning and another session of 4 hours in the afternoon, with a break of about 2 hours between the two sessions. In all three experiments, participants ran the blocks of a session at their own pace, most of them taking a break half way.

Data Selection and Analysis

Selection Criteria. Latency and metrics of the first saccade initiated after stimulus onset were analyzed in the different conditions. Trials were selected for analysis when (1) the stimuli (target or target and distractor) were displayed during a fixation and not during a saccade, (2) there was no artefact or signal irregularity in the trial, (3) there was no blink before or after the initial saccade, (4) the average position of the fixation before saccade onset (as checked offline) was within less than $\pm 0.5^\circ$ in the horizontal direction and $1.7^\circ / 1^\circ$ (Exp. 1a-b / 2) in the vertical direction from the center of the fixation stimulus, (5) the latency of the initial saccade was more than 80 ms in order to remove anticipatory eye movements, and (6) the saccade moved the eyes in the direction of the target in Experiments 1a-b and within $\pm 45^\circ$ of the presentation axis in Experiment 2.

Dependent variables. Saccade latency was measured from stimulus onset in both the experimental (distractor) and the no-distractor, control conditions. To estimate the impact of the distractor on saccade onset time, a *latency-difference* index was used, which subtracted the mean saccade latency for a given individual in a given experimental condition from the mean saccade latency in the corresponding, target-control condition, where the eccentricity of the target matched that in the experimental condition.

Two indexes were used to characterize saccade metrics. The first, referred to as *landing position error* calculated the difference between the endpoint of the initial saccade and the eccentricity of the target. In Experiments 1a-b, this corresponded to the horizontal error, while in Experiment 2 where the target was presented along varying axes this corresponded to the radial error. The second index estimated the extent of saccade averaging. This referred to as *Global Effect Percentage* or *GEP* (Findlay, Brogan & Wenban-Smith, 1993) was calculated using the following formula:

$$\text{GEP} = 100 * ((L_x - L_{cd}) / (L_{ct} - L_{cd})) \quad (1)$$

where L_x was the mean landing position in a given experimental (distractor) condition, and L_{ct} and L_{cd} corresponded respectively to the mean landing position in two control conditions with no distractor, one in which the target was presented at the same location as the target in the experimental condition (or target-control condition) and another one in which the target appeared at the same location as the distractor (or distractor-control condition). Note that foveal distractor trials were excluded from this analysis since the target was never presented at an eccentricity of 0° on control trials. A GEP of 50% indicated that the landing position on distractor trials was exactly midway between the landing positions on distractor- and target-control trials respectively. A GEP of 0% indicated that the eyes landed on average at the same location as with a single target at the distractor location, and a GEP of 100% indicated that the eyes landed on average at the same location as with a single target at the target location.

The distributions of initial landing sites were not all unimodal; some showed clear bimodality, with a mode biased towards the target and another mode biased either towards the distractor or an intermediate location between the stimuli. Thus, GEP values were not calculated based on the raw means of initial landing positions. Rather they were based on the means estimated after fitting the distributions with one- and two-Gaussian models, as expressed in Equations (2) and (3) respectively,

$$G(\phi | \mu, \sigma) = 1 / ((2\pi)^{1/2} * \sigma) * \exp[-1/2 * ((\phi - \mu) / \sigma)^2], \quad (2)$$

where ϕ was location (or the radial distance, expressed in degrees of visual angle, from the initial fixation stimulus, and μ and σ the estimated mean and standard deviation of the distribution, and

$$L(\phi | \mu_s, \sigma_s, \mu_l, \sigma_l) = w_s * G_s(\mu_s, \sigma_s; \phi) + w_l * G_l(\mu_l, \sigma_l; \phi), \quad (3)$$

where $G_s(\mu_s, \sigma_s; \phi)$ was the Gaussian function for small-amplitude saccades with mean, μ_s , and standard deviation, σ_s , and $G_l(\mu_l, \sigma_l; \phi)$ was the Gaussian function for long-amplitude saccades, with mean, μ_l , and standard deviation σ_l , and w_s and w_l were the weights associated respectively with each Gaussian distribution.

The model retained was the one giving the best fit. Across all conditions and experiments and for the two types of distribution analyses (see below), the goodness of fit (R^2) was greater than .80.

Two grain-size estimates of GEP values were provided. A fine-grain estimate was based on fitting the overall landing position distributions (i.e. the means of the individual landing position distributions), which were divided into bins of 0.5° . A slightly coarser estimate was made at the individual level, based on each participant's landing position distribution divided into 1° bins; this offered the possibility to run statistical tests.

Statistical tests. In all analyses, means and proportions were calculated for each participant. An analysis of variance was run on the mean for each participant in each condition. Data in the control condition were analyzed using a repeated-measure design, with target eccentricity (in Experiments 1a-b), and target eccentricity and presentation angle (in Experiment 2) as independent variable(s). Saccade latency and landing position error in the experimental conditions, as well as GEP values and latency differences were analyzed using a repeated-measure design, with distractor eccentricity and inter-stimulus distance (in Experiments 1a-b),

and distractor eccentricity, inter-stimulus distance and presentation angle (in Experiment 2) as independent variables.

Angular vs. Collicular Distance. The distance between distractor and target stimuli was manipulated in degrees of visual angles, but data were also analyzed as a function of the inter-stimulus distance expressed in millimeters of collicular space. Angular distances were converted in collicular distances based on Ottes et al.'s (1986) logarithmic mapping function of the monkey's SC. For a stimulus presented at an eccentricity, R , and at a meridional angle (or direction), ϕ , the respective collicular coordinates, u and v , as expressed from the rostral pole of the SC along the axes representing respectively the horizontal and the vertical directions were obtained with the following two formulas,

$$u = B_u \ln (\sqrt{(R^2 + A^2 + 2AR * \cos \phi)}) - B_u \ln A \quad (4)$$

$$v = B_v \operatorname{atan} [(R * \sin \phi) / (R \cos \phi + A)] \quad (5)$$

where B_u , B_v and A were constants, set at the following, 1.4, 1.8 and 3 values respectively.

As an approximation of the distance between the projection sites of the stimuli presented along non-horizontal axes, we used the radial distance as derived from u and v coordinates.

RESULTS

=====

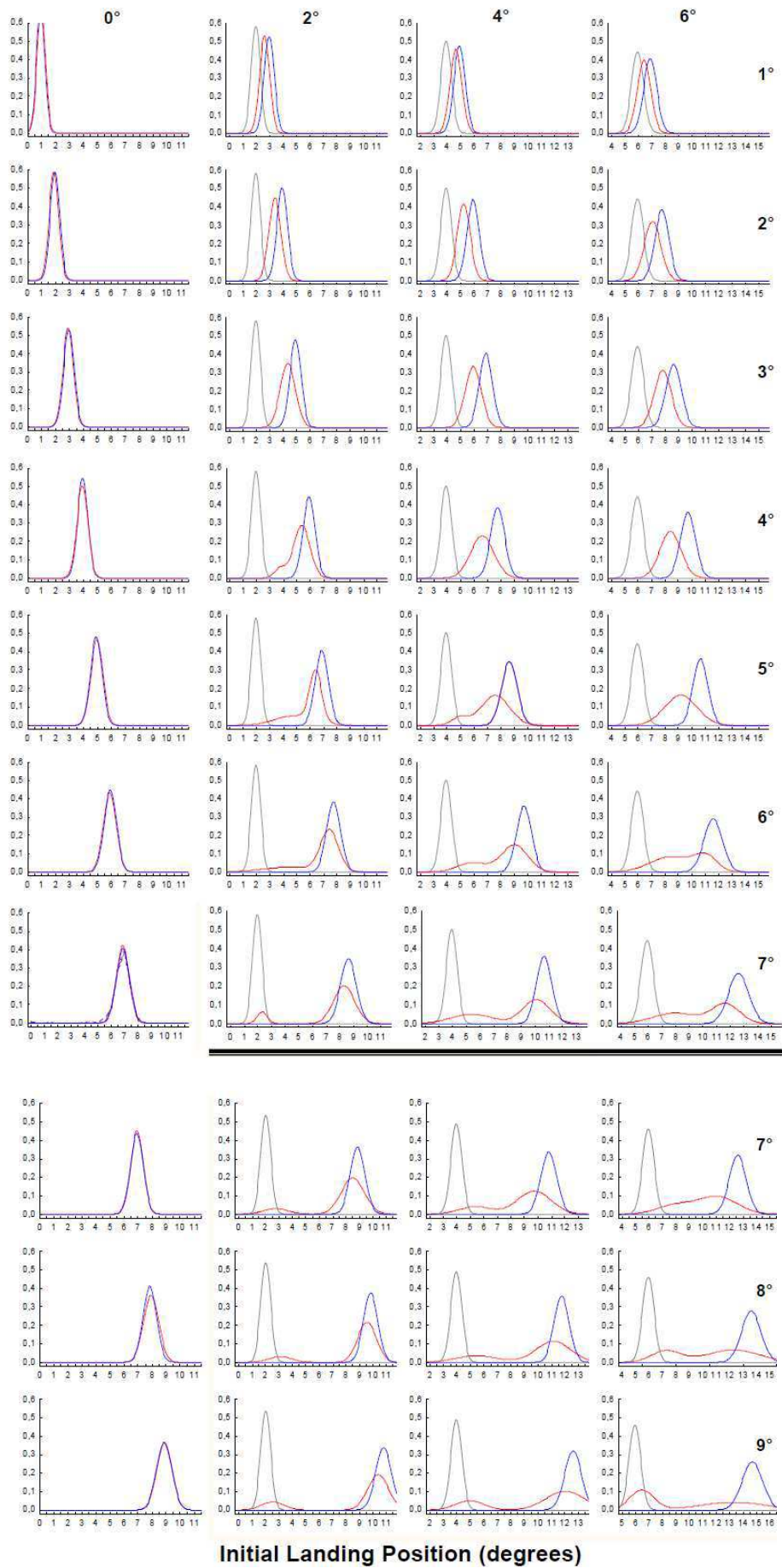
Spatial-integration fields and their images along the horizontal meridian

To determine the properties of spatial coding along the horizontal meridian, the distributions of initial landing sites obtained for each combination of distractor eccentricity and inter-stimulus distance in Experiments 1a and 1b were first plotted against the corresponding distractor- and target-control distributions. A sample of these distributions is presented in Figure 2. The first notable finding, in line with previous reports (for a review see

Becker, 1989), was the remarkable accuracy of saccades in no-distractor, control conditions (in grey and blue); all control distributions were unimodal and centered on the target or a position slightly left of center. As summarized in Table 1, the mean landing position error, or undershoot tendency consistently increased with eccentricity ($F(12,84) = 10.03$, $p < .0005$ and $F(14,98) = 11.39$, $p < .0005$ in Experiments 1a and 1b respectively), but never raised above 0.7° on average. The same pattern applied to the foveal distractor condition which yielded absolutely no global effect (Figure 2; left column); the distribution on experimental trials almost perfectly matched the corresponding target-control distribution, irrespective of the angular separation between distractor and target; in both experiments, paired-sample t-tests between the two conditions were all non-significant, except in the 3° eccentricity condition ($t(7) = 2.59$, $t(7) = 3.41$ respectively; other t 's ≤ 2.28). In contrast, more eccentric distractors induced significant eye deviations, though gradually smaller as distractor and target were further apart; all paired-sample t-tests between the experimental and the corresponding target-control conditions were significant (t 's ≥ 2.32).

	Target Eccentricity (degrees)												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Mean	-0.01	-0.01	-0.05	-0.09	-0.11	-0.17	-0.23	-0.43	-0.43	-0.47	-0.56	-0.70	-0.60
(Std Err)	(.06)	(.06)	(.05)	(.06)	(.07)	(.08)	(.08)	(.10)	(.11)	(.10)	(.10)	(.13)	(.17)

Table 1. Mean landing position errors (in degrees) and standard errors (in parentheses) as a function of target eccentricity (1-13°) on control trials in Experiment 1a. All values were negative, which indicates that on average the eyes always undershoot the target. The amount of undershoot increased linearly with target eccentricity, although remaining less than 1° .

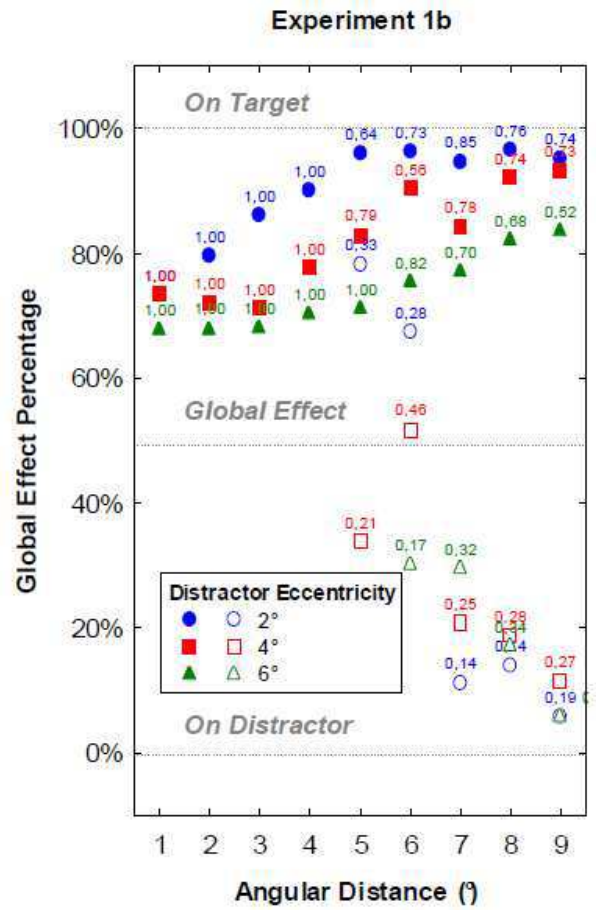
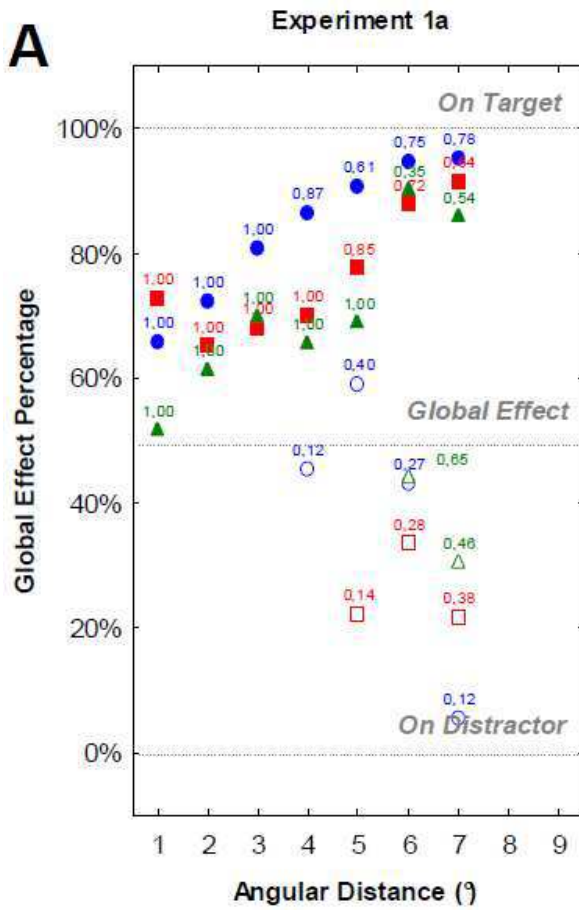


As can be seen in Figure 2, when only a few degrees separated distractor and target, the eyes landed almost exactly midway between where they landed on distractor- and target-control trials; experimental distributions (in red) were unimodal and lied in between the two control distributions (in blue and grey). Then, as the distance between the two stimuli became greater, the distributions in the experimental conditions became gradually wider and most likely bimodal. Their main and rightmost extreme peak progressively shifted towards the target-control distribution, while their leftmost peak moved, though slower, towards the distractor. This suggested some kind of a transition between saccade averaging and goal-directed saccades (accurate vs. error saccades). Importantly, the transition occurred at smaller angular separations for less eccentric distractors, i.e., around 4, 5 and 6° respectively for 2-, 4- and 6-degree distractor eccentricities.

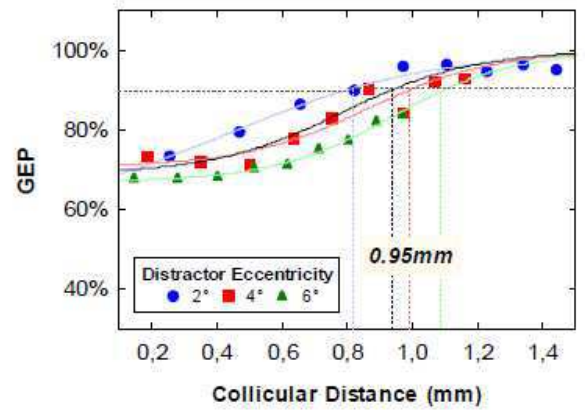
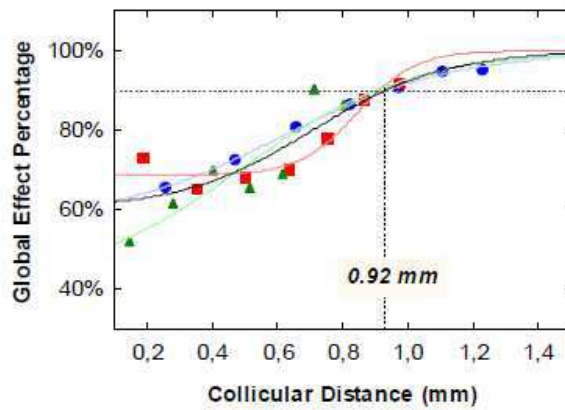
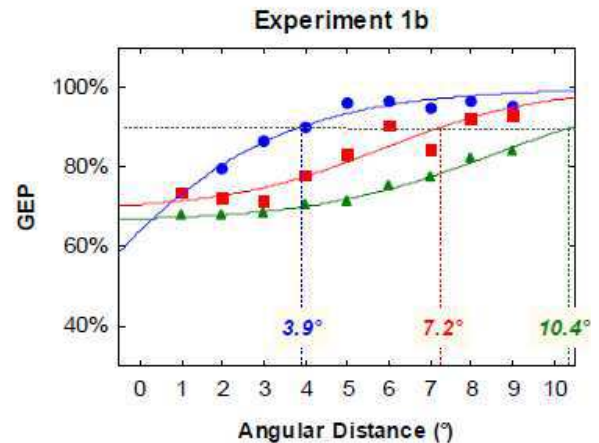
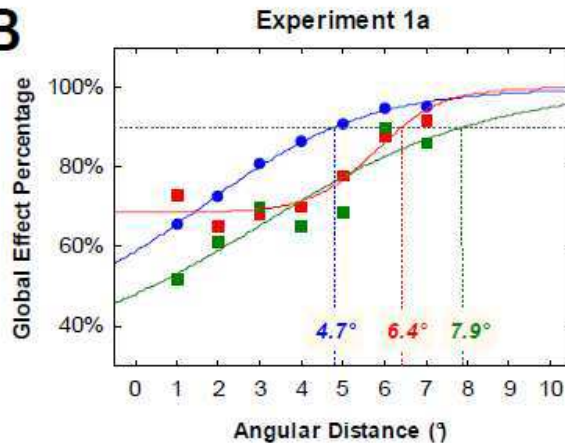
This is summarized in Figure 3A, where the Global Effect Percentage (or GEP), as measured after fitting the overall distributions with one- vs. two-Gaussian models (see Methods & Materials), was plotted as a function of distractor eccentricity and inter-stimulus distance. At small angular separations between distractor and target, GEP values estimated from unimodal distributions varied between 50 and 70%, thus reflecting that most responses fall in between distractor- and target-control distributions. However, for larger separations, there were two response modes, with the majority (corresponding to the largest saccades) being directed to the target (GEP ~100%) and the minority towards the distractor (GEP ~0%).

Figure 2 (On left page). Sample distributions of initial landing positions (in degrees) on experimental (red) vs. distractor- and target-control trials (grey and blue respectively) in Experiment 1a (first seven rows) and 1b (last three rows). On target-control trials, the target appeared at the same eccentricity as the target in the experimental condition; on distractor-control trials, the target appeared at the same eccentricity as the distractor in the experimental condition. The four columns represent the data in conditions where the distractor was displayed at eccentricities of 0, 2, 4 and 6° respectively. The first seven rows correspond to angular separations between distractor and target stimuli ranging between 1 and 7°, and the last three rows correspond to angular separations of 7 to 9°. The observed distributions were fitted with one- vs. two-Gaussian models, depending on which one gave the best fit (see Materials and Methods); only the fitted distributions are presented here. Saccade averaging, indicated by the shift of the experimental (red) distributions with respect to both distractor- and target-control distributions (only present for distractor eccentricities > 0), became less likely as the angular separation between the stimuli increased, but it cancelled out at smaller angular distances for 2- compared to 4- and 6-degree distractor-eccentricities.

A



B



To estimate the maximum-threshold inter-stimulus distance for a global effect, a psychometric function was fitted to the curves representing GEP values as a function of inter-stimulus distance. When using a 90%-GEP criterion, the resulting angular threshold distance varied between 4.7, 6.4 and 7.9° in Experiment 1a, and 3.9, 7.2 and 10.4° in Experiment 2a, for distractor eccentricities of 2, 4 and 6° (see Figure 3B, upper panels); the latter estimate was probably more accurate given the larger range of tested angular distances and hence the slightly better fit of the observed curves ($R^2 \geq 87.89$ compared to $R^2 \geq 82.04$ in Experiment 1a). Thus, as stimuli were presented further towards the periphery, they had to be separated by greater angular distances for the global effect to cancel out. An analysis of variance based on GEP values estimated for each participant in the different conditions, revealed significant effects of angular distance as well as distractor eccentricity (Exp. 1a: $F(6,42) = 21.50$, $p < .0005$ and $F(2,14) = 13.37$, $p < .0005$; Exp. 1b: $F(8,56) = 6.19$, $p < .0005$ and $F(2,14) = 11.24$, $p < .001$), but no significant interaction (F 's $\leq .88$).

Figure 3 (On left page). (A) Global Effect Percentage (GEP; see Materials and Methods) as a function of the angular separation between distractor and target stimuli for distractor eccentricities of 2, 4, and 6° in Experiments 1a (left panel) and 1b (right panel), and for the single vs. the two separate populations of saccades identified after fitting the distributions in the experimental conditions with one- vs. two-Gaussian models. Digits above the data points indicated the weight of each distribution in bimodal cases; values of 1 corresponded to single-distribution cases. GEP values obtained for the unique or the rightmost peak of the landing position distributions (largest saccades) increased from 50-70% to about 100% with the angular distance, thus indicating that saccade averaging became progressively less likely, and that saccades were gradually more likely to land on or near the target. Reversely, GEP values obtained for the leftmost peak of bimodal distributions of landing positions (shortest saccades) became gradually smaller with increasing angular distance, thus also revealing that saccade averaging became less likely, but to the benefit of the distractor. (B) GEP values associated with the unique or the rightmost peak of the landing position distributions were re-plotted here as a function of both the angular distance (top panels) and the collicular distance (bottom panels) for the three distractor eccentricities. The curves were fitted with a psychometric function and the maximum-threshold distance for a global effect was estimated using a 90%-GEP criterion. Note that the threshold measured in degrees of visual angle varied consistently with the eccentricity of the distractor, while the threshold measured in millimetres of collicular space did not vary or varied to smaller extents.

The increase of the angular threshold distance with stimulus eccentricity most likely came from non-homogenous visual afferent mapping and the fact that stimuli that were presented closer to the fovea were further apart on the collicular map. Indeed, when the same data were represented as a function of the inter-stimulus distance expressed in millimeters of collicular space, the maximum-threshold values estimated with the same 90%-GEP criterion showed much smaller variations as a function of distractor eccentricity (see Figure 3B, lower panels). In Experiment 1a, all values converged towards a threshold of 0.92 mm, and in Experiment 2b, they ranged between 0.80 and 1.10 mm, being on average of 0.95 mm. Note that the differences observed between the three distractor eccentricities in Experiment 1b were likely due to the use of a 90%-GEP criterion, as the three estimated curves converged towards the same threshold value at a 95%-GEP criterion. Analyses of variance were performed on GEP values after recoding collicular distance in four bins of 0.2 mm, from 0.1 to 0.9 mm in Experiment 1a, and from 0.1 to 1.1 mm in Experiment 1b, thus excluding the largest distances which did not overlap between the different distractor eccentricities. These showed significant effects of collicular distance ($F(3,21) = 20.11$, $p < .0005$ and $F(4,28) = 11.61$, $p < .0005$ respectively), but no effect of distractor eccentricity at least in Experiment 1a ($F(2,14) = 2.48$ and $F(2,14) = 8.78$, $p < .005$ in Experiments 1a and 1b respectively).

In sum, as stimuli are presented further along the horizontal meridian, saccade averaging operates over larger visual areas, but regions of only slightly varying sizes in oculomotor space. This suggests that spatial-integration fields in humans' visuo-motor maps, quite like the receptive fields of neurons in the cat's and the monkey's SC, are increasingly larger as they encode more peripheral locations. Still, due to non-homogenous visual afferent mapping, spatial-integration fields form an image on the map which is relatively, though not completely invariant in size, at least within the range of 2- to 6-degree eccentricities on the horizontal meridian.

Spatial-integration fields and their images in 2-D space

To further characterize the representation of visual space in humans' visuo-motor maps, similar analyses were conducted on data collected when stimuli were presented at variable locations along different axes, from the horizontal to the vertical meridian (Experiment 2). A first overview of the observed data is presented in Figure 4, where a sample of the distributions of landing positions in 0, 45 and 90° conditions was presented. This revealed a clear reduction of the global effect across the three different presentation angles. When target and distractor stimuli were displayed on the horizontal meridian (0°), as in the above experiments, the distributions corresponding to experimental trials were shifted again towards an intermediate location between distractor- and target-control distributions, but to greater extents for smaller angular separations between the stimuli. At the other extreme, saccades along the vertical meridian (90°) showed little averaging, even at the smallest angular separations; in all cases, the experimental distribution largely overlapped with the corresponding target-control distribution. Oblique saccades to target stimuli displayed on the 45° axis, showed an intermediate pattern.

The distributions of landing positions associated with no-distractor, control trials were more widely spread in the 90° condition than in 0 and 45° conditions. However, massive reduction of the global effect in vertical cases could not be attributed to an overall reduction of saccade accuracy. As shown in Table 2A, mean landing position errors on no-distractor, control trials were rather small ($<1^\circ$); they increased with target eccentricity as in Experiments 1a-b ($F(9,54) = 15.76$, $p < .0005$), but remained unaffected by target direction ($F(5,30) = .23$); the interaction was also non significant ($F(45,270) = 1.01$). Note in addition that mean eye deviations from the target axis, which were on average no greater than 0.6° , showed no variation with target direction (see Table 2B). These only varied with target eccentricity ($F(9,54) = 5.96$, $p < .0005$; other F 's ≤ 1.53).

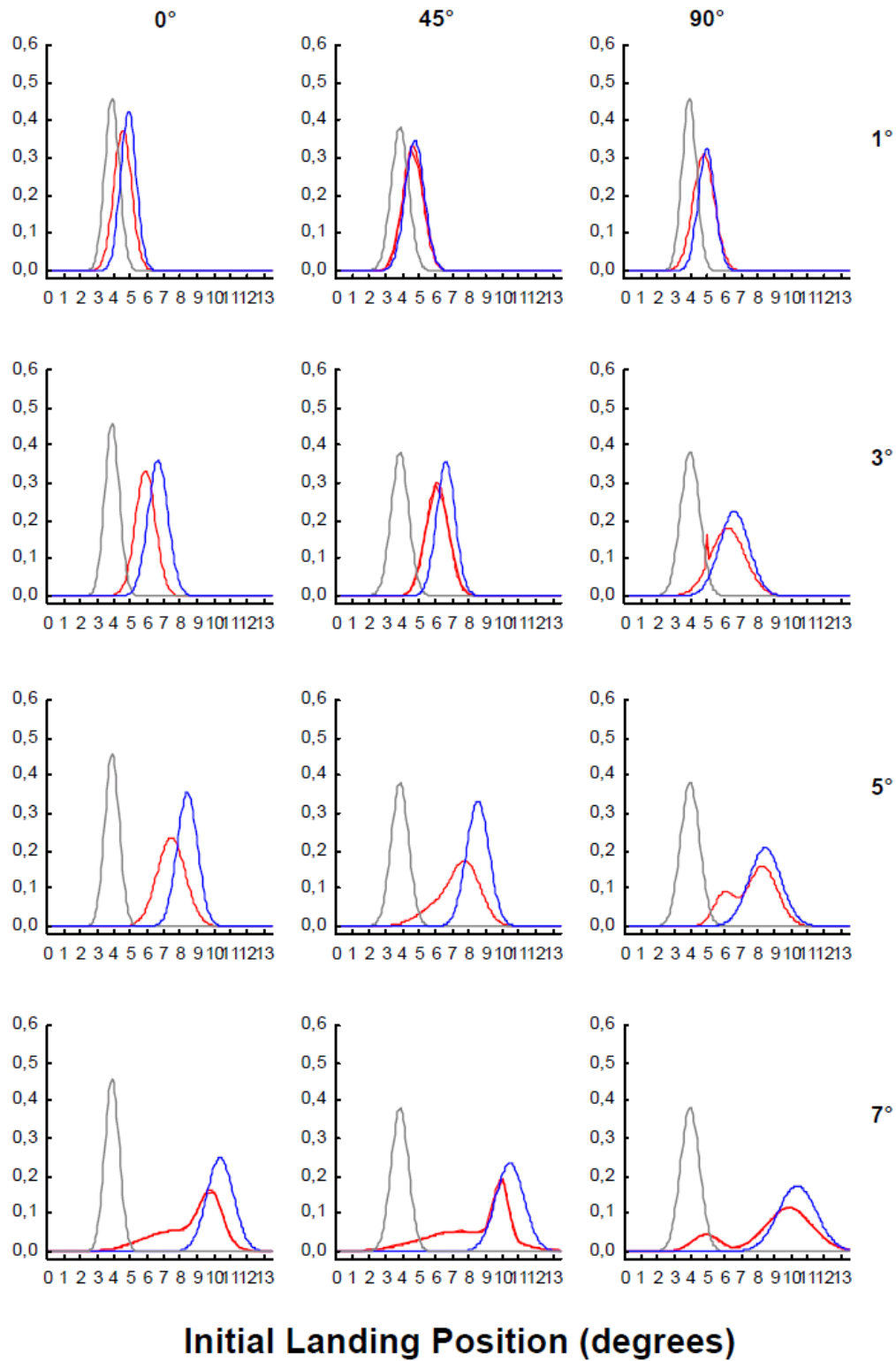


Figure 4. (A) Sample distributions of initial landing positions (in degrees), fitted with one- vs. two-Gaussian models, on experimental (red) vs. distractor- and target-control trials (grey and blue respectively) in Experiment 2. The three columns represented the data in conditions where the stimuli were displayed on the horizontal (0°), the oblique (45°) and the vertical axis (90°). The four rows corresponded to angular separations between distractor and target stimuli of 1, 3, 5 and 7° . Here, the distractor was always presented at an eccentricity of 4° . Again, saccade averaging became less likely as the angular separation between the stimuli increased, but it was overall less and it cancelled out at smaller angular distances in the vertical and to a lesser extent the oblique condition, compared to the horizontal condition.

A

Angle (degrees)	Target Eccentricity (degrees)									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0	-0,15	-0,14	-0,10	-0,23	-0,30	-0,47	-0,27	-0,65	-0,68	-0,74
	0,08	0,08	0,07	0,12	0,12	0,15	0,16	0,19	0,18	0,18
22.5	-0,08	-0,19	-0,27	-0,36	-0,31	-0,52	-0,58	-0,60	-0,68	-0,79
	0,06	0,05	0,10	0,10	0,19	0,14	0,13	0,16	0,15	0,16
45	-0,05	-0,09	-0,14	-0,31	-0,32	-0,52	-0,55	-0,61	-0,82	-0,78
	0,09	0,06	0,07	0,10	0,09	0,10	0,10	0,13	0,13	0,16
60	-0,06	-0,11	-0,20	-0,24	-0,39	-0,51	-0,52	-0,69	-0,87	-0,77
	0,12	0,10	0,12	0,13	0,15	0,21	0,21	0,19	0,23	0,20
80	0,15	0,02	-0,11	-0,19	-0,43	-0,55	-0,76	-0,90	-0,93	-0,96
	0,15	0,14	0,13	0,14	0,21	0,20	0,27	0,34	0,29	0,31
90	0,06	0,01	-0,10	-0,12	-0,34	-0,43	-0,54	-0,59	-0,75	-0,86
	0,14	0,10	0,17	0,18	0,22	0,25	0,26	0,33	0,23	0,20

B

Angle (degrees)	Target Eccentricity (degrees)									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0	6,23	2,63	0,82	1,26	-0,46	0,94	2,02	-0,28	1,74	1,52
	3,07	2,66	1,53	1,02	1,46	1,20	2,00	1,24	2,14	1,62
22.5	3,52	1,65	-0,83	1,45	-1,32	-0,62	-1,99	-1,88	-1,18	1,07
	1,71	1,83	1,24	1,03	1,75	0,76	1,77	1,50	0,64	1,12
45	1,90	1,74	0,66	0,84	-0,35	-0,10	-0,73	-0,66	-2,09	-0,21
	2,30	2,00	2,16	2,72	0,72	0,74	0,72	0,76	0,56	0,75
60	3,06	3,56	2,71	0,29	0,42	0,54	-0,29	-0,50	-0,10	-0,07
	2,29	1,62	1,46	0,94	1,13	0,82	0,82	0,91	0,98	0,91
80	3,39	1,83	0,31	0,11	-0,08	-1,07	-0,54	-0,88	-1,66	-4,22
	1,41	0,80	0,64	0,48	0,77	0,85	0,56	0,47	0,53	1,86
90	2,05	-0,56	-1,27	-1,94	-0,51	-1,36	-2,06	-0,36	-3,15	-3,02
	1,27	1,64	1,57	1,79	0,95	0,91	1,47	1,07	1,64	1,22

Table 2. (A) Mean landing position error and (B) mean deviation of the landing positions from the presentation axis (in degrees of visual angle) and corresponding standard errors (grey rows) as a function of target eccentricity and for the six presentation angles in no-distractor, control trials of Experiment 2. Negative values indicated that the eyes landed below (or to the right) of the target axis, while positive values corresponded to landing position above (or to the left) of the target axis. Again, there was an overall tendency for the eyes to undershoot the target, with the amount of undershoot increasing linearly with target eccentricity, although remaining on average less than 1°. In most conditions, the eyes landed slightly above the axis for near stimuli, and tended to be more precise or to land slightly below the axis for more eccentric stimuli; note that in the 90° condition, there was an overall tendency for the eyes to land slightly to the right of the target.

Mean landing position errors in experimental trials were overall larger than in control trials, and as revealed by paired-sample t-tests they were in most instances greater than in corresponding target-control trials; only three tests over a total of 84 tests failed to reach significance (other t 's ≥ 2.476); these were randomly distributed across 0, 45 and 80° conditions. Landing position errors on experimental trials but with no comparison with errors

on corresponding control trials may be misleading as their increase with the angular separation between distractor and target does not necessarily mean that the global effect is larger. Still, the fact that they were larger on and near the horizontal meridian than towards the vertical axis ($F(5,30) = 3.64$, $p < .01$) was a first confirmation that the presentation angle was indeed a critical variable in determining the amount of saccade averaging.

In Figure 5A, GEP values, estimated after fitting the landing-position distributions with one- and two-Gaussian models, were plotted as a function of the angular separation between distractor and target and for the different stimulus configurations. This first revealed in line with the data of Experiments 1a-b that the likelihood of a global effect decreased with the distance between the stimuli, but within smaller ranges when stimuli were presented closer to the vertical meridian. Indeed, at the shortest distances, GEP values were greater (and saccade averaging smaller) on 45°-90° axes than for smaller angles. Thus, the maximum-threshold distance for a global effect was reached faster on and near the vertical meridian. In fact, in the 90-degree condition, GEP values were already at or near threshold at the smallest angular separation (1°), being of 90% and 82% for distractor eccentricities of 2 and 4° respectively, while they clearly reflected saccade averaging in the 0-degree condition, being of the order of 65%. As a result the estimated maximum-threshold distances, as defined by a 90%-GEP criterion, were minimal in 80- and 90-degree conditions, and increased continuously as the angle became smaller, though being curiously maximal in the 22.5-degree, but not the 0-degree condition. In addition, there were again differences between the two tested distractor eccentricities, but these also reduced from the 0- to the 90-degree condition. As stimuli were presented closer to the vertical, the tendency for the threshold distance to increase with distractor eccentricity, became gradually smaller.

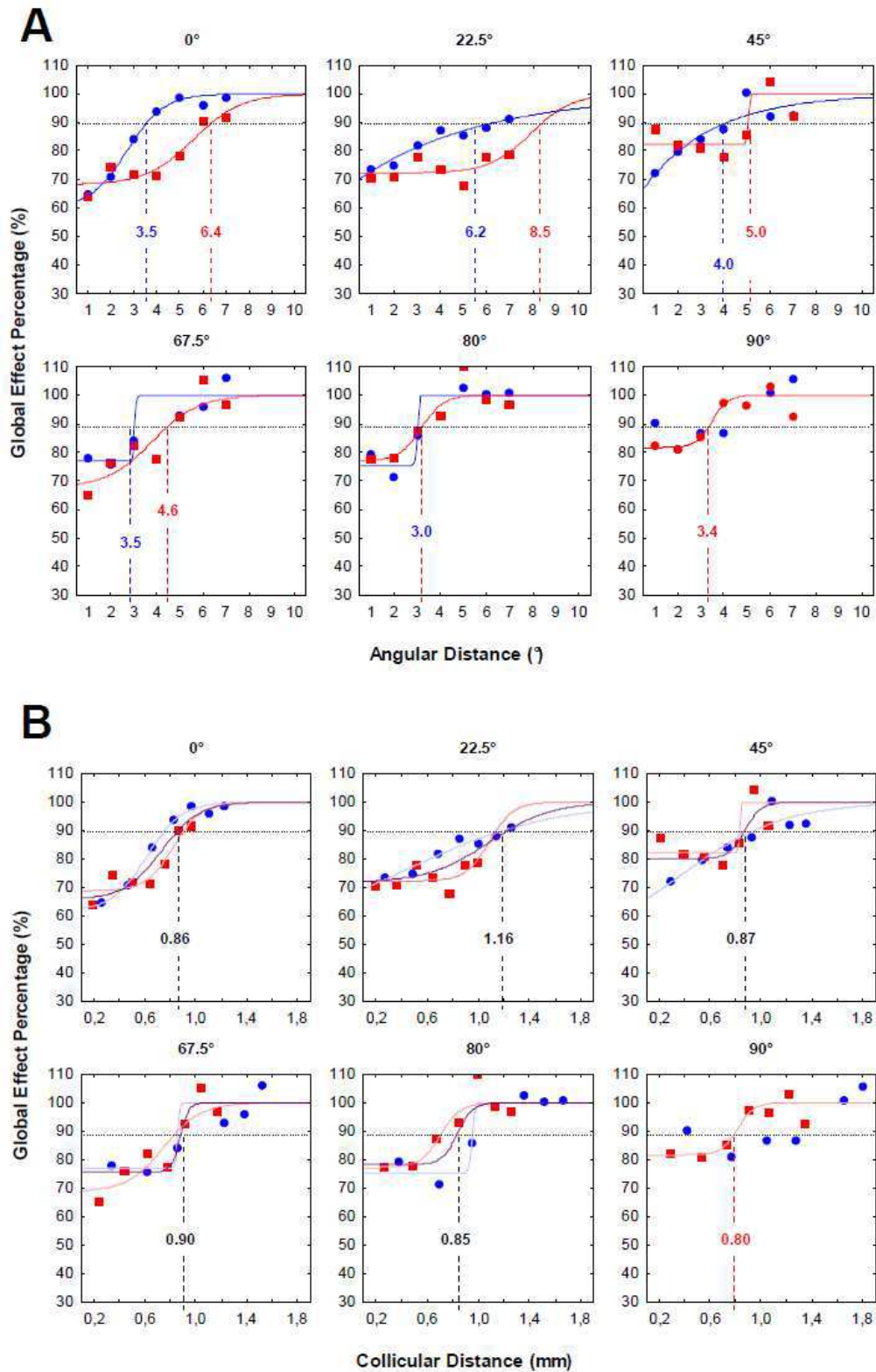


Figure 5. Global Effect Percentage (GEP; %) for the unique or the rightmost peak of the landing-position distributions as a function of both the angular distance (A) and the collicular distance (B) for 2- vs. 4-degree distractor eccentricities (blue and red curves respectively) and the six presentation angles in Experiment 2. The maximum-threshold distance for a global effect was estimated after fitting the curves with a psychometric function and using a 90%-GEP criterion. The threshold measured in degrees of visual angle varied consistently with both the eccentricity of the distractor and the presentation angle, while the threshold measured in millimetres of collicular space tended to converge towards the same estimate in all but the 0 and 80° angles.

Analyses of variance performed on individuals' estimated GEP values showed that the effects of angular distance and presentation angle were significant ($F(6,36) = 5.22$, $p < .0005$ and $F(5,30) = 5.52$, $p < .001$) as well as the interaction between distractor eccentricity and presentation angle ($F(5,30) = 3.40$, $p < .01$); the effect of distractor eccentricity, the interaction between distractor eccentricity and distance and the three-way interaction were only marginally significant ($F(1,6) = 3.78$, $p < .10$, $F(6,36) = 1.90$, $p < .10$ and $F(30,180) = 1.55$, $p < .10$ respectively). Planned comparisons indicated that GEP values in the three smallest distances differed significantly from GEP values in the three largest distances only in the 0- and the 22.5-degree conditions ($F(1,6) = 22.37$, $p < .005$ and $F(1,6) = 19.45$, $p < .005$ respectively; other F 's ≤ 4.80). It is important to recall that these analyses were based on GEP values estimated after fitting individual landing-position distributions divided in 1-degree bins; this is probably why small variations of GEP values across the different conditions were not all captured.

Again, most of the differences observed across the different conditions could be attributed to non-homogenous visual-afferent mapping. Stimuli that were equidistant in the visual field were further apart in collicular space not only when they appeared closer to the fovea, but also when they were displayed closer to the vertical meridian. This in turn reduced the maximal angular separation between the stimuli for a global effect to occur on and near the vertical meridian, and to a greater extent for less eccentric stimuli. When data were re-plotted as a function of the collicular distance (see Figure 5B), saccade averaging tended to cancel out at about the same threshold distance, i.e. 0.75-0.95 mm, in all conditions, except in the 22.5-degree condition where the threshold remained the highest (1.16 mm). The threshold distance still tended to be slightly different between distractor eccentricities of 2° and 4° in a few conditions; in the 0-degree condition, it was again slightly greater for the larger eccentricity (0.91 compared to 0.75 respectively), while it was slightly larger for the smaller

eccentricity in the 80-degree conditions (0.95 vs. 0.75 respectively); for all other presentation angles, the estimated threshold distances were no different between 2- and 4-degree distractor eccentricities. Analyses of variance were conducted on GEP values after recoding the collicular distance in bins of 3 mm. For a tested range of distances between 0.1 and 1 mm, and after excluding the 90° condition (due to the small overlap with the other conditions in terms of collicular distance), only the effect of distance remained significant ($F(2,10) = 6.97$, $p < .01$); the effect of presentation angle and the interaction between distance and presentation angle were only marginally significant ($F(4,20) = 2.21$, $p < .10$ and $F(8,40) = 1.88$, $p < .09$; other F 's $\leq .94$).

The measure of the collicular distance that we used in the present analyses was the radial distance between distractor and target stimuli in collicular space, thus an approximation of the separation between the stimuli along their projection axis (see Material & Methods). The fact that it was a relatively good predictor of saccade metrics for the different presentation angles may suggest that spatial-integration fields and their images are oriented along the target axis in visual and collicular spaces respectively. Previous electrophysiological findings showing that the receptive fields of collicular neurons are horizontally or vertically elongated and tend to point towards the fovea (McIlwain, 1975) are consistent with this interpretation. Still, the curious finding that the maximum-threshold distance in either angular or collicular space was greater for stimuli displayed on the 22.5-degree axis than for stimuli on the horizontal meridian, may suggest that neurons coding for locations on and near the horizontal meridian are all biased towards the horizontal, having a prototypical, horizontally-elongated elliptical or potatoes shape. The slightly tilted 22.5° axis would cross the field's shape along its midline diagonal, and would in turn encompass a larger region of the visual field, thus leaving more space for saccade averaging than on the horizontal meridian.

The graphs plotted in Figure 6 confirmed this assumption. These represented the 2-D spread of the eyes' landing positions in example cases where saccade averaging was observed; here, the distractor was presented at an eccentricity of 2 or 4° and was separated from the target by a distance of 3°, which was less than the maximum-threshold distance for a global effect in most presentation conditions. Although landing positions show great variability in both the horizontal and the vertical dimensions, the scatters tended to be oriented along the respective target axes, except in the 22.5-degree condition at least. In this particular case, the dispersion of landing positions showed a clear bias towards the horizontal; the extent and shape of the scatter was in fact very similar to that obtained along the horizontal meridian for the 2-degree distractor eccentricity, and more clearly horizontal than in the horizontal condition for the 4-degree eccentricity. A similar trend was present, though not as clearly along 67- and 80-degree axes, although this was much less pronounced and consistent than in the 22.5-degree condition. Thus, in line with the above assumption and very much like the receptive fields of neurons in the SC, spatial-integration fields had elliptical/potatoes shapes, which tended to point towards the fovea, except near the horizontal meridian (22.5-degree angle), where they seemed to be horizontally biased.

Another quite interesting feature revealed in Figure 6 was the horizontal dispersion of landing positions in the 90° condition, which crossed the vertical midline. This was consistent with previous findings revealing that the receptive fields of neurons in the superficial layers of the SC tend to cross the vertical midline (Goldberg & Wurtz, 1972a) as well as Robinson's (1972) assumption that the execution of vertical saccades requires the cooperate activity of both colliculi. In addition, this suggested, contrary to the common belief that saccade averaging could well be observed across left and right visual hemifields.

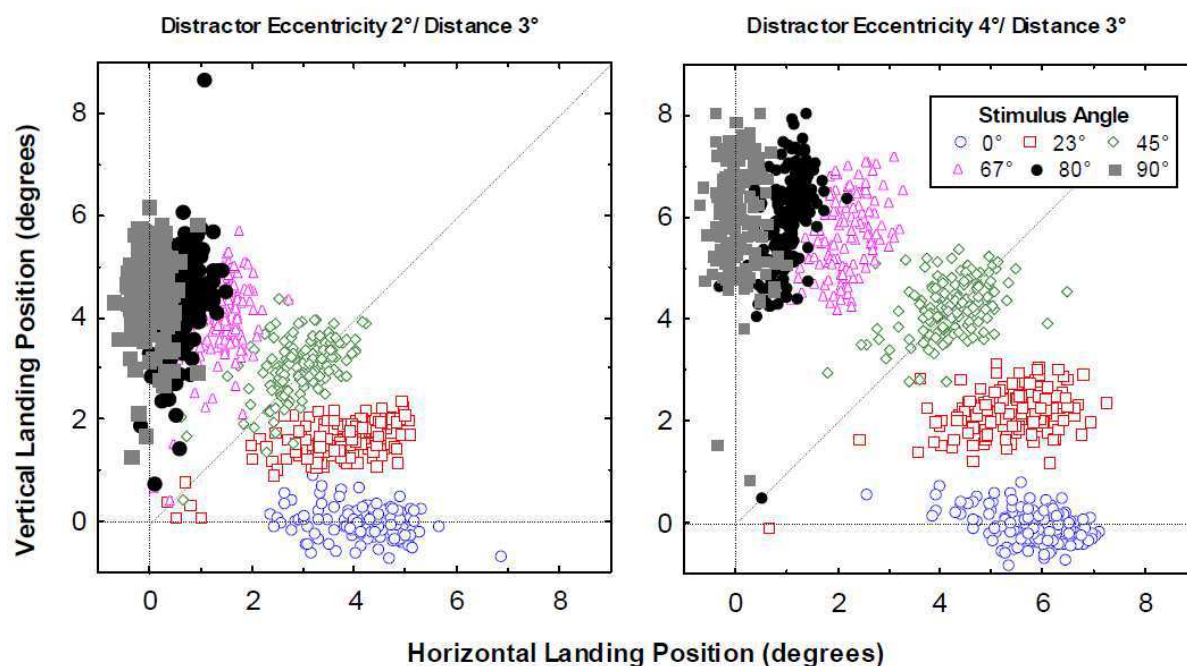


Figure 6. Example 2-D scatters (across participants) of landing positions (horizontal x vertical; in degrees of visual angles) in experimental trials where the distractor appeared at an eccentricity of 2° (left panel) or 4° (right panel) and was separated from the target by a distance of 3°, in Experiment 2. Data for the six presentation angles were represented with different, colored symbols. Scatters pointed towards the fovea and hence spread along the respective stimulus-presentation angles, except in the 22.5-degree condition (red squares) where they tended to be horizontally-elongated.

In sum, we have shown here that saccade averaging operates over larger distances along and near the horizontal meridian than towards the vertical midline. This suggests that the size of spatial-integration fields is not only defined by the proximity to the fovea of the encoded area, but that it depends also on the encoded visual direction. There is a shrinking of the fields near the fovea and in the vicinity of the vertical meridian and this is very likely a result of the non-homogenous visual-afferent mapping property of the visuo-motor map. Indeed, saccade averaging occurs when both distractor and target stimuli fall within an area of the map of relatively constant size, i.e. about .91 mm on average (or .92 and .95 mm as estimated in Experiments 1a-b). The still larger estimate of the critical distance, in degrees of visual angle and in millimetres of collicular space, for stimuli displayed on the 22.5° axis very likely results from the fact that spatial-integration fields near the horizontal meridian are horizontally elongated. However, as we will see in the discussion, we have for the moment no

clear and firm explanation for the slight remaining differences in the size of the spatial-integration fields' images between the two tested distractor eccentricities along 0- and 80-degree axes.

Do spatial-integration fields predict the distractor effect on saccade latency?

In neural-field models of saccade generation, lateral interactions within the motor map of the SC account not only for where, but also when the eyes move (Trappenberg et al., 2001; Wilimzig, Schneider & Schoner, 2006; but see Meeter, Van der Stigchel & Theeuwes, 2010). The local spread of excitatory activity presumably facilitates the execution of a saccade towards an intermediate location between spatially-proximal distractor and target stimuli, while long-range inhibition delays saccade onset in remote distractor cases. It thus makes the prediction that the distractor effect on saccade latency should evolve from facilitation to inhibition as the separation between the stimuli exceeds the maximum-distance threshold distance for a global effect. To test this prediction, we thus investigated whether there is a threshold distance for an inhibitory distractor effect on saccade latency, and whether this corresponds to the above estimated extent of spatial-integration fields. This was done using the data collected in Experiments 1a-b and 2.

In all three data sets, mean saccadic reaction times in the control condition with no distractor were on average of 173 ms (174, 177 and 170 ms respectively). As can be seen in the left panels of Figure 7, saccade latency remained unaffected by target eccentricity, except towards the extremes of the range of tested eccentricities ($\leq 2^\circ$ and $\geq 13^\circ$), thus when the target appeared near the centre of the fovea or very far in the periphery. In the particular case where the target was displayed at an eccentricity of 1° , mean saccade latency raised up to about 215 ms. The effect of target eccentricity was significant in all three experiments ($F(12,84) = 6.62$, $p < .0005$, $F(14,98) = 16.39$, $p < .0005$ and $F(9,54) = 5.00$, $p < .0005$

respectively), even after removing the 1-degree condition in the first two experiments ($\underline{F}(11,77) = 1.94, p < .05$ and $\underline{F}(13,91) = 5.13, p < .0005$). This first result was in line with previous reports (e.g. Kalesnykas & Hallett, 1994). The data of Experiment 2 additionally revealed some unexpected variations across the different presentation angles; saccadic reaction times were longer in the 22.5-degree condition and on the horizontal meridian than in 67.5- and 80-degree conditions ($\underline{F}(5,30) = 2.69, p < .05$), though more clearly with more eccentric targets (target eccentricity x presentation angle: $\underline{F}(45,270) = 1.85, p < .001$). The same trend was also present for saccade latencies in the experimental condition ($\underline{F}(5,30) = 3.10, p < .05$); in that case, the interaction between the presentation angle and the angular distance was also significant ($\underline{F}(30,180) = 1.68, p < .05$). We have currently no explanation for these interactions.

The main question however, was whether an additional, distractor stimulus would influence saccade latency, and differentially depending on its proximity to the saccade target. Mean saccadic reaction times on experimental trials, as shown in the mid-panels of Figure 7 provided some evidence for this assumption. They showed a continuous, though relatively small increase (within the range of 160 to 180 ms) as the angular separation between the distractor and the target became gradually greater. However, this applied only for non-foveal distractors. Indeed, when the distractor was displayed at fixation, the exactly reversed relationship was observed; saccade latency was maximal at the shortest angular distances (1-2°), thus when both the distractor and the target fell in the foveal region, and it was minimal and relatively stable at distances of 3° and above. Note that saccade latency was also slightly longer when the distractor was displayed at an eccentricity of 2° compared to when it was more peripheral, and this trend was greater at small angular separations.

In Experiments 1a and 1b, there were significant effects of angular distance ($\underline{F}(6,42) = 2.56, p < .05$ and $\underline{F}(8,56) = 4.59, p < .0005$ respectively), and distractor eccentricity ($\underline{F}(3,21) = 31.11,$

$p < .0005$ and $F(3,21) = 26.72$, $p < .0005$), as well as a significant interaction between distance and eccentricity ($F(18,126) = 20.20$, $p < .0005$ and $F(24,168) = 16.14$, $p < .0005$). Still, when the foveal-distractor condition was excluded from analysis, the main effects remained significant (all F 's ≥ 5.73), but the interaction became non significant (F 's ≤ 1.27). In Experiment 2 where distractors were presented at eccentricities of 2° and 4° only, the effect of distance failed to reach significance ($F(6,36) = 1.04$), but the effect of distractor eccentricity and the interaction between distractor eccentricity and distance were significant ($F(1,6) = 14.44$, $p < .01$ and $F(6,36) = 4.52$, $p < .001$ respectively).

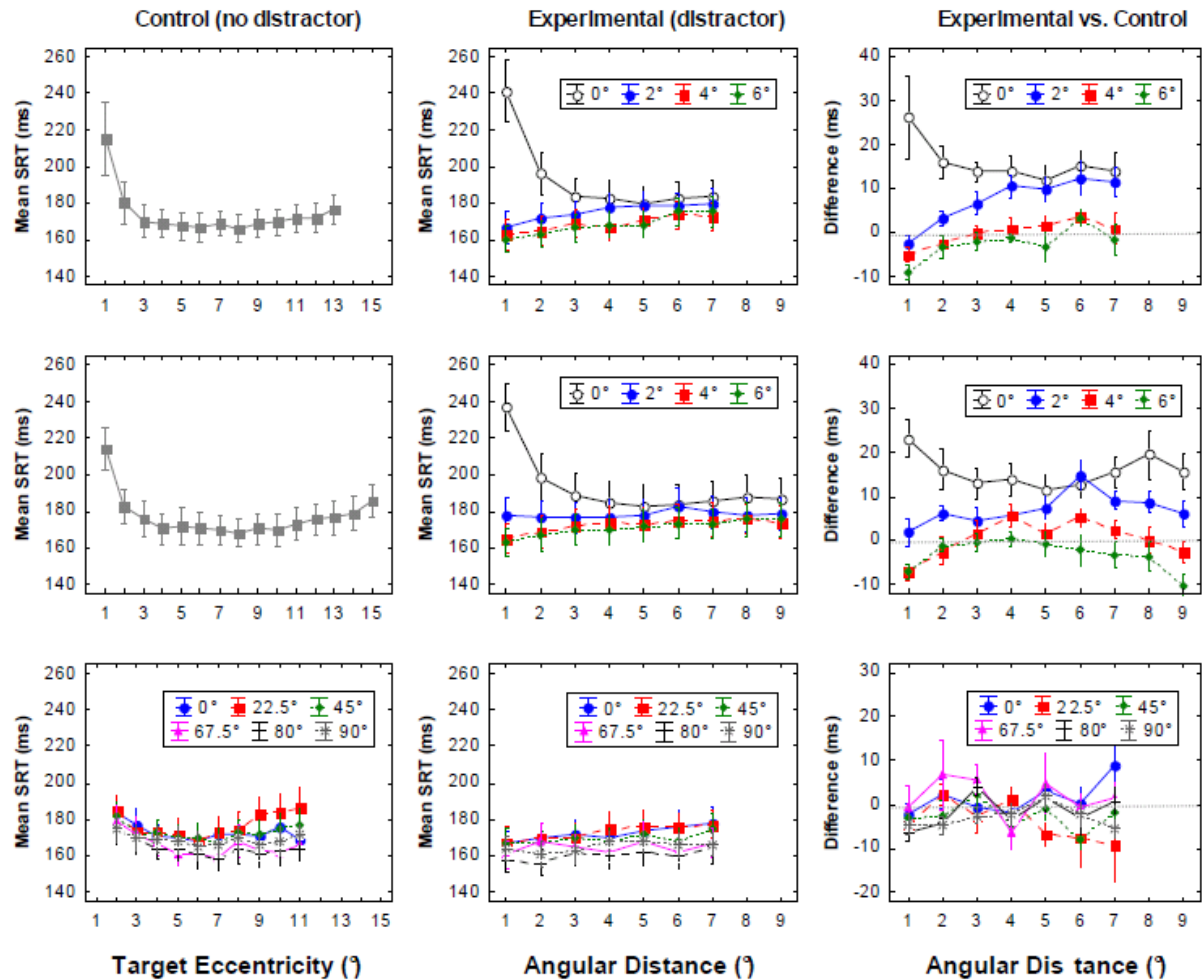


Figure 7. Mean Saccadic Reaction Times (SRT; in ms) in Experiments 1a-b (first two rows) and 2 (last row). Left Panels: Mean SRT in no-distractor, control trials, as a function of target eccentricity (Experiments 1a-b), and target angle (Experiment 2). Middle panels: Mean SRT as a function of the angular distance between distractor and target, and for 2-, 4- and 6-degree distractor eccentricities in Experiments 1a-b, and the six presentation angles in the 4-degree distractor eccentricity condition of Experiment 2. Right panels: Same as middle panels but the dependent variable here was the mean saccade latency difference between experimental and control trials.

A stronger test of the lateral-interaction hypothesis however relied on comparison of saccadic reaction times between corresponding experimental and control trials, thus when target eccentricity was comparable. As revealed in the right panels of Figure 7, this test actually failed. First, when the distractor was displayed at fixation as in Experiments 1a and 1b, it consistently delayed saccade onset (all paired-sample t-tests were significant), and as the distance between the distractor and the target increased, the latency difference did not increase, but decreased. Second, it was not at all obvious that the distractor effect evolved from facilitation to inhibition as the angular separation between the stimuli increased. Only the data of Experiment 1a for the 2-degree distractor eccentricity tended to show the expected pattern, and here the critical distance at which the distractor effect reversed was well below the above-estimated maximum-threshold distance for a global effect (1.5° in comparison to 4.7°). In 4- and 6-degree distractor eccentricity cases, there was almost no trace of inhibition, and facilitation occurred only at the shortest angular distance (1°). The data patterns obtained in Experiments 1b and 2 were even less favorable as they suggested facilitation at both the shortest and the greatest angular separations, and no facilitation at all for 2-degree distractors. Note in addition that there were no consistent variations of the distractor effect across the different presentation angles in Experiment 2.

In Experiments 1a and 1b, the effect of angular distance failed to reach significance ($\underline{F}(6,42) = 2.14$ $p < .07$ and $\underline{F}(8,56) = 1.73$), but the effect of distractor eccentricity was significant ($\underline{F}(3,21) = 26.58$ $p < .0005$ and $\underline{F}(3,21) = 20.56$ $p < .0005$ respectively) as well as the interaction between distractor eccentricity and distance ($\underline{F}(18,126) = 2.45$ $p < .005$ and $\underline{F}(24,168) = 2.54$ $p < .0005$). After exclusion of the foveal-distractor condition, both the effects of angular distance and distractor eccentricity were significant (Exp. 1a: $\underline{F}(6,42) = 8.21$ $p < .0005$ and $\underline{F}(2,14) = 22.01$ $p < .0005$ respectively; Exp. 1b: $\underline{F}(8,56) = 4.75$ $p < .0005$ and $\underline{F}(2,14) = 23.36$ $p < .0005$), but not the interaction ($F's \leq 1.32$). In Experiment 2,

angular distance and distractor eccentricity also had significant effects ($F(6,36) = 2.95$ $p < .01$ and $F(1,6) = 50.94$ $p < .0005$ respectively), but their interaction remained non significant ($F(6,36) = .54$); note that the interaction between angular distance and presentation angle was significant ($F(30,180) = 1.76$ $p < .01$).

Thus, the distractor effect on saccade latency appeared to vary with the angular separation between distractor and target stimuli, but rarely in the direction expected under the lateral-interaction hypothesis. As shown in the left panel of Figure 8, the inter-stimulus distance expressed in millimetres of collicular space was not a better predictor of the distractor effect. Although there was an overall trend for distractors to have an increasingly greater inhibitory influence as the collicular distance increased ($R^2 = .12$, $p < .0005$), the effect did not hold within distractor eccentricities and presentation angles; the only significant correlations were obtained for distractor eccentricities of 0, 2, and 4° on the horizontal meridian, and the obtained relationships were not necessarily in the expected direction. More generally, it is quite obvious that inhibition was not specific to long collicular distances and facilitation not specific to short collicular. There was also no radical change in the distractor effect on saccade latency at the above-estimated maximum-threshold distance for a global effect (.93).

Walker et al. (1997) showed that the effect of remote distractors on saccade latency is best accounted for by the ratio of distractor to target eccentricity. As illustrated in the right panel of Figure 8B, the same was true with the present data set; as the ratio increased and hence the eccentricity of the distractor more closely matched the eccentricity of the target, the latency difference decreased ($R^2 = .49$, $p < .0005$). Thus, it seems that the onset time of a saccade in distractor conditions is a function of the relative eccentricity of the stimuli, but not their separation in visual or collicular space. This is one strong argument against the lateral-interaction assumption.

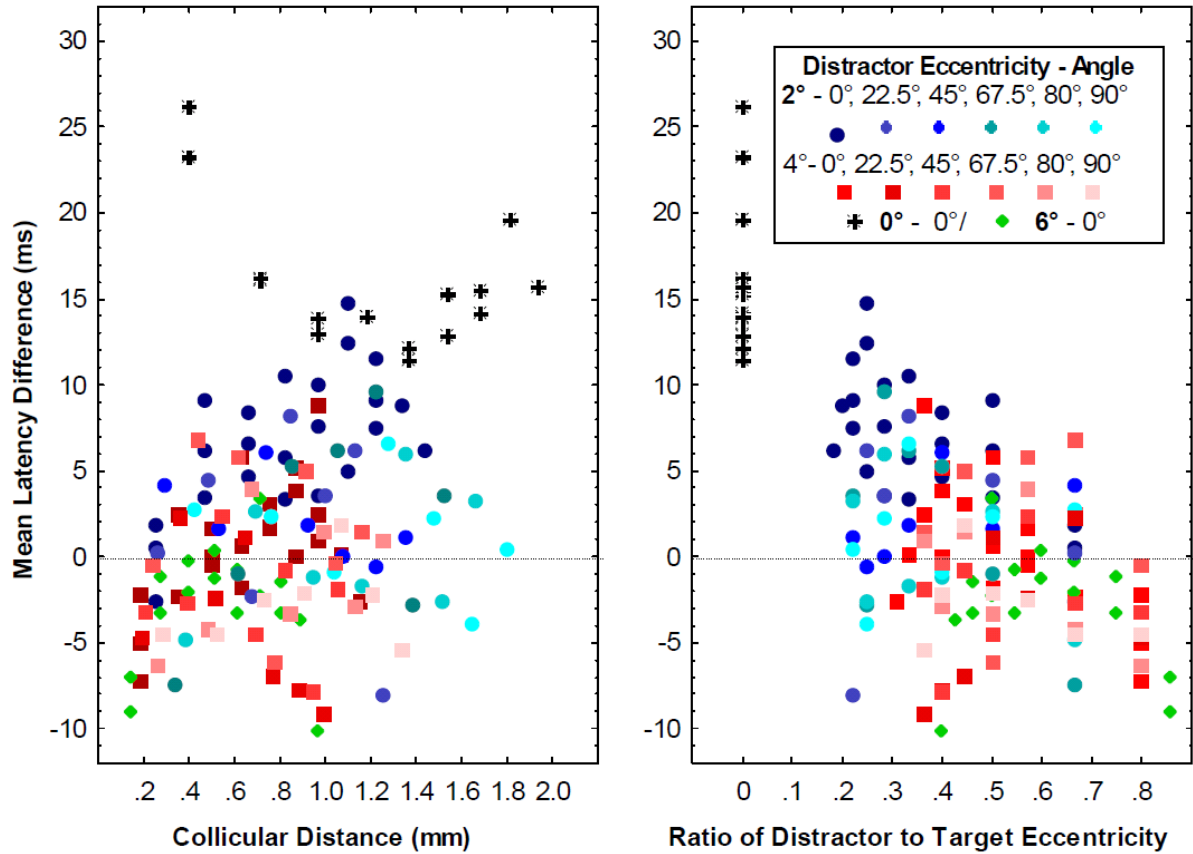


Figure 8. Mean saccade latency difference (in ms) as a function of the collicular distance (in mm) between distractor and target stimuli (A) and the ratio of distractor to target eccentricity (B) for the different distractor eccentricities and presentation angles in Experiment 2. The ratio was a better predictor of saccade latency than the collicular distance.

DISCUSSION

The goal of the present studies was twofold. The first was to test the relatively well-accepted, though debated view that saccade averaging reflects the distributed spatial coding property of the SC. The second objective was to test whether as proposed in neural-field models of saccade generation, short-range excitation combined with long-range inhibition determines not only the metrics but also the onset time of saccades. Our findings confirmed the distributed spatial-coding assumption and hence the collicular basis of the global effect. In addition, they provided strong arguments against a main role of lateral interactions in the

determination of saccade latencies. Our approach was purely behavioral, but it still allowed us to provide a first estimate of spatial coding in humans' visuo-motor maps.

Spatial-integration fields in humans reflect the geometry of the SC

Although sharing several properties with other cortical areas, the SC has very distinctive features, particularly in terms of spatial coding. The representation of visual space which is contained in its superficial and deeper layers, is retinotopically organized, and shows the particularity of being distorted towards the fovea. The deformation is such that neurons encode for increasingly larger areas of visual space as they represent more peripheral locations (Goldberg & Wurtz, 1972a; see also Sparks et al., 1976). However, it also implies that the population of neurons which is activated by a single point in visual space covers an area in collicular space which is of about the same size wherever the stimulus is displayed (McIlwain, 1975). Other representations of the visual field, such as those contained in Area V1 of the visual cortex share some of these properties, but not all; there, the neurons' receptive fields tend to be increasingly larger as they encode for more peripheral locations, but the reverse, namely that the receptive fields' image is invariant in size, does not seem to be true (McIlwain, 1986).

Our finding that spatial-integration fields, shows geometrical properties which map those of the SC, seems to be evidence for a collicular basis of the global effect and hence supports the general assumption that the SC plays a main role in the computation of saccade metrics. First, exactly as described for the receptive fields of neurons in the SC (and their image), spatial-integration fields, or the area in space in which the presentation of two distinct visual objects yields a global effect, become greater in size as stimuli are presented more peripherally. Second, their image on a theoretical collicular map (Ottes et al., 1986), is relatively invariant in size. This is much less variable than the size of spatial-integration fields

measured in degrees of visual angle, and it covers an area of nearly 0.9 mm of collicular space for a relatively large range of stimulus locations in the upper right quadrant of the visual field, with only a few exceptions. In addition, it has been reported that the receptive fields of collicular neurons exhibit elliptical/potatoes shapes, which point towards the fovea and are horizontally and vertically elongated near the representations of the horizontal and the vertical meridians respectively. Spatial-integration fields seem to share also this property as suggested in particular by the orientation of the 2-D scatters of the eyes' landing positions in response to double visual stimulation along various axes. Finally, spatial-integration fields present the particularity of being smaller near the representation of the vertical meridian and as we have seen, this can also be predicted based on the distorted representation of visual space at the level of the SC (see Ottes et al., 1986).

It is certainly difficult to assert without electrophysiological recordings that we indeed mapped neural activity in humans' SC. In fact, one may well argue that we in fact mapped neural activity in the FEF. These play also a fundamental role in the generation of saccades (Hanes & Wurtz, 2001) and the fact that saccade averaging could be triggered quite similarly by simultaneous electrical stimulation of two sites in the deeper layers of the SC (Robinson, 1972) as well as two sites in the FEF sheds further doubts (Robinson & Fuchs, 1969). Still, the representation of visual and motor space contained in the FEF does differ from the representations in the SC, particularly with respect to visual direction. The FEF indeed show no global, but only local topographical organization with saccade direction (Bruce, Goldberg, Bushnell & Stanton, 1985). It is unclear to us how this would account for the observation we made that saccadic averaging occurred predominantly along the axes, and the related fact that the eyes landed preferentially along the axes, and with very little variability in the perpendicular direction.

On the other hand, as we noted above, there were still some variations in the estimated sizes of the receptive fields' images, that is around the 0.91-mm average, and a priori these could not be all accounted for, by the above-described properties of the SC. Variations were found along the horizontal meridian and on the 80-degree axis for distractor stimuli presented at eccentricities of 2 vs. 4°; on the horizontal meridian, spatial-integration field images were larger for more peripheral stimuli, while the reverse was true on the 80-degree axis. The image of spatial-integration fields was also overall larger along the 22.5° axis, i.e. 1.16°. As we previously discussed, the latter very likely resulted from the specific shape and orientation of the spatial-integration fields and their images. For the differences observed between distractor eccentricities of 2 and 4° on the horizontal meridian, these were in fact consistent with some of our recent findings showing that stimuli displayed even closer to the fovea (0.5-1°) showed reduced saccade-averaging tendencies, and no averaging at all beyond inter-stimulus distances as small as 1-1.5° or 0.3 mm of collicular space. And the fact is that we showed that this was not due to saccade latencies being inflated when a distractor falls near the fovea. One possible account for the apparent reduction of spatial-integration fields' images towards the fovea relates to previously-reported functional differences between fixation and saccade-related neurons (but see Krauzlis, Basso & Wurtz, 1997). Fixation neurons presumably exhibit tonic discharge during visual fixation, while saccade-related neurons increase their discharge before and during a saccade (see Munoz & Wurtz, 1993a, 1993b). Since fixation neurons are more densely packed towards the rostral pole region of the collicular map which encodes eccentricities up to about 2°, the proportion of fixation in opposition with saccade-related neurons being activated would become greater as stimuli are presented closer to the fovea, and this would override averaging between the few saccade-related neurons remaining active. This a tentative explanation consistent with other of our recent findings, but which will clearly merit to be investigated further in future studies.

Evidence for and against neural-field models

Neural-field models attribute distributed spatial coding and hence saccade averaging to horizontal connections between neurons in the motor map of the SC, while accounting for when the eyes move on the same basic principles (Trappenberg et al., 2001; Wilimzig et al., 2006; see also Meeter et al., 2010). The local spread of excitatory activity combined with long-range inhibition would contribute to reshape the visually-based peaks of neuronal activity into a single, intermediate peak of activity, and this is what would quickly drive the eyes towards the center of gravity of the visual configuration (van Opstal & van Gisbergen, 1989). Reversely, long-range inhibition would promote competition between the two peaks in the motor map that result from two visual stimuli being displayed apart from one another, and this would in turn delay saccade onset.

This general lateral-interaction principle relies on a number of electrophysiological and anatomical findings suggesting that there are indeed short-range excitatory connections (e.g. McIlwain, 1982), as well as long-range inhibitory connections (Meredith & Ramoa, 1998; Munoz & Istvan, 1998) between neurons in the different layers of the SC (see also Dorris, Olivier & Munoz, 2007). However, a few studies still failed to confirm existence of monosynaptic remote inhibition (Lee & Hall, 2006; see also Watanabe, Kobayashi, Inoue & Isa, 2005). Furthermore, despite the possibility to simulate saccade averaging based on such simple lateral-interaction principles (Arai, Keller & Edelman, 1994; Kopecz & Schoner, 1995; van Opstal & van Gisbergen, 1989), there are still no behavioural or neural data, which show that lateral interactions necessarily underlie the global effect (e.g. Meeter et al., 2010). Given that our estimate of the size of spatial-integration fields' images, i.e. 0.9 mm, was only slightly less than the previously-reported extent of short-range excitation in the SC of monkeys (i.e. 1 mm; Dorris et al., 2007), and cats (i.e. 1.5 mm; McIlwain, 1982), it is tempting to conclude within an evolutionary perspective, that short-distance excitation does

underlie saccade averaging in many different species. However, without further evidence this assumption seems premature. One thing that our data clearly showed, to the contrary is that neural-field models may be wrong in assuming that lateral interactions determine when the eyes move. In all three reported studies, saccade latency showed very little variations with inter-stimulus distance, even when this was expressed in millimetres of collicular space. Most importantly, the distractor effect as measured by the difference in saccade latency between distractor and no-distractor trials, did not reveal the expected pattern that is facilitation at short inter-stimulus distances, and inhibition at long distances. Facilitation and inhibition emerged below as well as above the estimated extent of spatial-integration fields, and facilitation was overall less than inhibition.

In fact, our latency data were best explained by the ratio of distractor to target eccentricity; as the ratio increased and the eccentricity of the distractor more closely matched the eccentricity of the target, the latency difference decreased, from clear inhibition to either no effect or facilitation. Consistent with Walker et al.'s previous report of a remote distractor effect, our data suggest that saccade latency reflects competition between fixation and saccade-related activities (see Findlay & Walker, 1999). As distractors get closer to the fovea and become less eccentric than the saccade target, the level of fixation activity gradually increases and surpasses the level of saccade-related activity associated with the target, which in turns delays saccade onset. Thus, although lateral interactions could well underlie the computation of saccade metrics, they only have rather modest influence on saccade latency, if any (but see Bompas & Sumner, 2011). When the eyes move may be best explained by the dynamics of a fixation gating system as originally proposed by Walker et al. (1997).

REFERENCES

- =====
- Arai, K., Keller, E. L., & Edelman, J. A. (1994). Two-dimensional neural network model of the primate saccadic system. *Neural Netw*, 7, 1115-1135.
- Becker, W. (1989). The neurobiology of saccadic eye movements. *Metrics. Rev Oculomot Res*, 3, 13-67.
- Bompas, A., & Sumner, P. (2011). Saccadic inhibition reveals the timing of automatic and voluntary signals in the human brain. *J Neurosci*, 31(35), 12501-12512.
- Bruce, C. J., Goldberg, M. E., Bushnell, M. C., & Stanton, G. B. (1985). Primate frontal eye fields. II. Physiological and anatomical correlates of electrically evoked eye movements. *J Neurophysiol*, 54(3), 714-734.
- Dorris, M. C., Olivier, E., & Munoz, D. P. (2007). Competitive integration of visual and preparatory signals in the superior colliculus during saccadic programming. *J Neurosci*, 27(19), 5053-5062.
- Edelman, J. A., & Keller, E. L. (1998). Dependence on target configuration of express saccade-related activity in the primate superior colliculus. *J Neurophysiol*, 80(3), 1407-1426.
- Findlay, J. M. (1982). Global visual processing for saccadic eye movements. *Vision Research*, 22(8), 1033,1045.
- Findlay, J. M., Brogan, D., & Wenban-Smith, M. G. (1993). The spatial signal for saccadic eye movements emphasizes visual boundaries. *Percept Psychophys*, 53(6), 633-641.
- Findlay, J. M., & Walker, R. (1999). A model of saccade generation based on parallel processing and competitive inhibition. *Behav Brain Sci*, 22(4), 661-674; discussion 674-721.
- Goldberg, M. E., & Wurtz, R. H. (1972a). Activity of superior colliculus in behaving monkey. I. Visual receptive fields of single neurons. *Journal of Neurophysiology*, 35(4), 542-559.

- Hanes, D. P., & Wurtz, R. H. (2001). Interaction of the frontal eye field and superior colliculus for saccade generation. *J Neurophysiol*, 85(2), 804-815.
- He, P. Y., & Kowler, E. (1989). The role of location probability in the programming of saccades: implications for "center-of-gravity" tendencies. *Vision Res*, 29(9), 1165-1181.
- Kalesnykas, R. P., & Hallett, P. E. (1994). Retinal eccentricity and the latency of eye saccades. *Vision Research*, 34, 4(517,531).
- Kopecz, K., & Schoner, G. (1995). Saccadic motor planning by integrating visual information and pre-information on neural dynamic fields. *Biol Cybern*, 73(1), 49-60.
- Krauzlis, R. J., Basso, M. A., & Wurtz, R. H. (1997). Shared motor error for multiple eye movements. *Science*, 276(5319), 1693,1695.
- Lee, C., Rohrer, W. H., & Sparks, D. L. (1988). Population coding of saccadic eye movements by neurons in the superior colliculus. *Nature*, 332(6162), 357-360.
- Lee, P., & Hall, W. C. (2006). An in vitro study of horizontal connections in the intermediate layer of the superior colliculus. *J Neurosci*, 26(18), 4763-4768.
- McIlwain, J. T. (1975). Visual receptive fields and their images in superior colliculus of the cat. *J Neurophysiol*, 38(2), 219-230.
- McIlwain, J. T. (1982). Lateral spread of neural excitation during microstimulation in intermediate gray layer of cat's superior colliculus. *J Neurophysiol*, 47(2), 167-178.
- McIlwain, J. T. (1986). Point images in the visual system: New interest in an old idea. *Trends in Neurosciences*, 9(8), 354-358.
- Meeter, M., Van der Stigchel, S., & Theeuwes, J. (2010). A competitive integration model of exogenous and endogenous eye movements. *Biol Cybern*, 102(4), 271-291.
- Meredith, M. A., & Ramoa, A. S. (1998). Intrinsic circuitry of the superior colliculus: pharmacophysiological identification of horizontally oriented inhibitory interneurons. *J Neurophysiol*, 79(3), 1597-1602.

- Munoz, D. P., & Istvan, P. J. (1998). Lateral inhibitory interactions in the intermediate layers of the monkey superior colliculus. *J Neurophysiol*, 79(3), 1193-1209.
- Munoz, D. P., & Wurtz, R. H. (1993a). Fixation cells in monkey superior colliculus. I. Characteristics of cell discharge. *J Neurophysiol*, 70(2), 559-575.
- Munoz, D. P., & Wurtz, R. H. (1993b). Fixation cells in monkey superior colliculus. II. Reversible activation and deactivation. *J Neurophysiol*, 70(2), 576-589.
- Ottes, F. P., Van Gisbergen, J. A., & Eggermont, J. J. (1986). Visuomotor fields of the superior colliculus: a quantitative model. *Vision Res*, 26(6), 857-873.
- Robinson, D. A. (1972). Eye movements evoked by collicular stimulation in the alert monkey. *Vision Res*, 12(11), 1795-1808.
- Robinson, D. A., & Fuchs, A. F. (1969). Eye movements evoked by stimulation of frontal eye fields. *J Neurophysiol*, 32(5), 637-648.
- Sparks, D. L., Holland, R., & Guthrie, B. L. (1976). Size and distribution of movement fields in the monkey superior colliculus. *Brain Res*, 113(1), 21-34.
- Trappenberg, T. P., Dorris, M. C., Munoz, D. P., & Klein, R. M. (2001). A model of saccade initiation based on the competitive integration of exogenous and endogenous signals in the superior colliculus. *J Cogn Neurosci*, 13(2), 256-271.
- van Opstal, A. J., & van Gisbergen, J. A. (1989). A model for collicular efferent mechanisms underlying the generation of saccades. *Brain Behav Evol*, 33(2-3), 90-94.
- van Opstal, A. J., & van Gisbergen, J. A. (1990). Role of monkey superior colliculus in saccade averaging. *Exp Brain Res*, 79(1), 143-149.
- Vitu, F. (2008). About the global effect and the critical role of retinal eccentricity: Implications for eye movements in reading. *Journal of Eye Movement Research*, 2(3), 1-18.

Walker, R., Deubel, H., Schneider, W. X., & Findlay, J. M. (1997). Effect of remote distractors on saccade programming: evidence for an extended fixation zone. *J Neurophysiol*, 78(2), 1108-1119.

Watanabe, M., Kobayashi, Y., Inoue, Y., & Isa, T. (2005). Effects of local nicotinic activation of the superior colliculus on saccades in monkeys. *J Neurophysiol*, 93(1), 519-534.

Wilimzig, C., Schneider, S., & Schoner, G. (2006). The time course of saccadic decision making: dynamic field theory. *Neural Netw*, 19(8), 1059-1074.

ACKNOWLEDGMENTS

=====

The present work was supported by a grant ("allocation de recherche") from the French Ministry of Research (2008-2011) attributed to S. Casteau and French-German ANR-DFG grants (#ANR-07-FRAL-014; ANR-10-FRAL-009-01) attributed to F. Vitu. The different studies were presented respectively at ECEM 15 (2009) in Southampton, U.K., VSS 2011 in Naples and ECEM 16 (2011) in Marseille, and hence benefited from interactions with many researchers. The authors would like to particularly thank R. Walker for his insightful comments and advices as well as C. Tandonnet.

Chapitre 4

Les limitations de l'intégration spatiale entre les hémichamps visuels et le rôle des stratégies visuelles.

1. Contexte de l'étude et Objectifs

Comme nous l'avons décrit au Chapitre 3, l'effet global est basé sur l'intégration spatiale des éléments présentés dans la périphérie et sur les propriétés des neurones qui codent pour la saccade au niveau du colliculus supérieur. L'effet global ne survient que lorsque les éléments présentés dans le champ visuel sont proches spatialement et que la distance les séparant est inférieure à un seuil. Notre étude s'est cependant réduite à l'effet global le long de différents axes et dans un même hémichamp, et les conclusions que nous avons tiré en accord avec les données de la neurophysiologie, sur la forme et l'orientation des champs d'intégration spatiale, à savoir qu'ils sont allongés le long des différents axes et plus étirés que larges méritent néanmoins d'être approfondies. Notamment, il est nécessaire de préciser les contraintes qui s'appliquent à l'intégration spatiale des éléments au travers des différents axes, et en particulier au travers du méridien vertical et du méridien horizontal. Les travaux réalisés ici venaient donc compléter ceux présentés aux chapitres 2 et 3, et se concentraient principalement sur l'effet global.

L'hypothèse selon laquelle l'effet global reflète purement des processus d'intégration spatiale au niveau du colliculus supérieur permet de prédire sur la base des propriétés des neurones et des activités neuronales au sein de cette structure qu'un effet global pourrait être observé en réponse à une stimulation en miroir, de part et d'autre du méridien vertical. Ceci est suggéré par des études neurophysiologiques. Elles ont montré que les champs récepteurs des neurones proches de la représentation de l'axe médian vertical avaient tendance à déborder légèrement sur l'autre hémichamp, suggérant par conséquent que les stimuli proches de l'axe vertical se projettent sur les deux colliculi (Goldberg & Wurtz, 1972a). De la même façon, les champs de mouvements des neurones des couches profondes sont aussi à cheval sur les hémichamps droit et gauche (pour une revue voir McIlwain, 1991). Un autre argument

prédisant que l'effet global devrait pouvoir être observé lors d'une stimulation en miroir autour du méridien vertical provient de l'hypothèse formulée par Robinson (1972), selon laquelle l'exécution de saccades verticales seraient le résultat de l'activité conjointe des deux colliculi. En contrepartie, des études ont montré qu'il y aurait des connexions entre les deux colliculi, mais celles-ci seraient principalement inhibitrices à l'exception des connexions rostro-rostrales qui seraient excitatrices (Munoz & Istvan, 2008). Du fait que l'exécution des saccades verticales semble reposer sur des connexions entre les régions caudales des deux colliculi, il n'est pas impossible que ces connexions soient en partie excitatrices (voir Olivier et al., 1998), mais à notre connaissance cela n'a pas encore été montré. Étant donné que des connexions excitatrices au sein d'un même colliculus contribueraient éventuellement à l'effet du centre de gravité, il se pourrait que l'effet global entre les hémichamps droit et gauche soit moindre qu'entre les hémichamps haut et bas. Il est à noter néanmoins que dans un cas comme dans l'autre, l'effet global devrait être faible et survenir pour des écartements relativement faibles entre le distracteur et la cible. Les champs récepteurs des neurones proches de la représentation des méridiens vertical et horizontal étant respectivement orientés verticalement et horizontalement, la probabilité d'un effet global devrait être moindre que le long de chacun des axes.

Très peu d'études ont décrit les propriétés de l'effet global au travers des hémichamps, et les résultats des quelques études réalisées restent sujets à discussion. Dans leur article, Walker et al. (1997) ont rapporté que l'effet global survenait uniquement lorsque la cible et le distracteur étaient présentés dans le même hémichamp et à l'intérieur d'une zone de 20° autour de l'axe cible (voir Chapitre 1 Section 3). Lorsque le distracteur était présenté dans l'hémichamp contralatéral ou à l'extérieur de cette région de 20°, il n'avait pas d'incidence sur l'amplitude des saccades. En accord avec leurs résultats, les expériences que nous avons réalisées précédemment et qui sont décrites au chapitre 2, n'étaient pas non plus parvenues à révéler un effet global lorsque le distracteur était présenté dans l'hémichamp opposé à la cible, le long de l'axe horizontal, soit pour un angle de séparation de 180°. Cela était vrai même lorsque la cible et le distracteur apparaissaient à une excentricité de 0.5° de part et d'autre du point de fixation, et cela en dépit du fait que les zones rostrales des deux colliculi sont reliées via la commissure par des connexions excitatrices (Munoz & Istvan, 1998). De la même façon, He et Kowler (1989), ont présenté deux stimuli (une cible et un distracteur) dans les deux hémichamps opposés autour de l'axe vertical et ils ne sont pas parvenus à observer un effet global, tout au moins lorsque la cible apparaissait toujours dans le même hémichamp

Néanmoins, en manipulant la probabilité d'apparition de la cible dans un des deux hémichamps, ils ont observé que les saccades tendaient à être biaisées vers le centre de gravité principalement lorsque la position de la cible était complètement imprédictible. Sur cette base, les auteurs ont proposé que l'effet global ne serait pas un effet de bas niveau, mais plutôt le reflet de stratégies visuelles, visant à s'approcher de la cible pour mieux la discriminer du distracteur (voir Chapitre 1 Section 3).

L'effet du centre de gravité lors de la production de saccades verticales et dans le cas d'une stimulation en miroir a également été observé par Watanabe et al. (2001). Dans une première condition, les participants devaient réaliser une saccade le plus rapidement possible vers l'un des deux stimuli présentés de façon simultanée et ils ont observé un effet global classique. Dans une seconde condition, ils ont introduit un indice visuel sur la position de la cible avant l'apparition des deux stimuli, et ont observé que les saccades ne montraient quasiment plus de biais vers le centre de gravité. Etant donné que l'indice sur la cible à venir augmentait la prédictibilité de sa position, cela suggère que l'effet global observé dans la première condition était à nouveau le reflet de stratégies mises en place lorsque la position de la cible était incertaine. Ces données, comme celles de He et Kowler (1989), suggèrent qu'effectivement, l'effet global ne serait que l'effet de stratégies. L'ensemble de ces résultats contraste néanmoins avec ceux rapportés par Coëffé et O'Regan (1987). Les auteurs ont pour leur part, trouvé que l'incertitude concernant la position de la cible n'avait qu'une influence mineure sur l'effet global qui restait conséquent même lorsque la cible apparaissait systématiquement à la même position dans un bloc d'essais. Etant donné que ces derniers testaient l'effet global le long de l'axe horizontal, ils étaient probablement plus à même de mettre en évidence un effet bas niveau. Il se pourrait donc que l'absence d'un effet global en l'absence de stratégies visuelles soit spécifique à la direction verticale, et lié au fait que dans ce cas les processus d'intégration spatiale ne dévient que très faiblement le regard de sa cible.

Il se pourrait qu'il en soit aussi de même pour l'effet du centre de gravité au travers du méridien horizontal. Ottes et al. (1985) ont montré qu'une stimulation en miroir de part et d'autre de l'axe horizontal pouvait également donner lieu à un effet du centre de gravité, et cela pour des angles de séparation entre la cible et le distracteur allant jusqu'à 30-60°. Plus la séparation était importante, plus les distributions avaient tendance à devenir bimodales ; la plupart des saccades étaient dirigées vers l'une ou l'autre des deux positions, mais quelques réponses d'effet global résiduelles étaient toujours observables. Les auteurs ont sur cette base conclut que l'effet global qu'ils avaient observé était le résultat de processus sensori-moteurs

de bas niveau. Cependant, comme l'ont noté He et Kowler (1989), l'effet pouvait aussi bien refléter des stratégies visuelles étant donné que la cible apparaissait de façon équiprobable dans les hémichamps haut et bas au sein d'un bloc d'essais. Il reste donc incertain à ce jour, si un effet global au travers du méridien horizontal peut être observé en l'absence de stratégies visuelles.

Les trois études que nous avons réalisées visaient donc à tester (1) si un effet global pouvait être observé en stimulant deux positions en miroir de part et d'autre de l'axe vertical, dans un paradigme cible-distracteur, (2) si cet effet pouvait être généré purement sur la base de processus d'intégration spatiale, tels ceux décrits au chapitre 2 ou bien s'il ne survenait que du fait de stratégies visuelles comme proposé par He & Kowler (1989), et (3) examiner dans quelle mesure les mêmes conclusions pouvaient être tirées pour des stimulations en miroir autour de l'axe horizontal.

2. Approche expérimentale et résultats principaux

Nous avons réalisé ici trois expériences. Dans les deux premières expériences, nous avons testé l'effet global au travers du méridien vertical, et ce en l'absence de possibles stratégies visuelles. Dans la troisième expérience, nous avons étendu notre approche au méridien horizontal et nous avons aussi manipulé la prédictibilité de l'hémichamp dans lequel la cible était présentée, et cela pour les conditions verticale et horizontale. Globalement, le paradigme utilisé était le même que dans les expériences précédentes, à l'exception que la cible et le distracteur dans la condition expérimentale, étaient présentés à des positions en miroir dans deux hémichamps différents, apparaissant donc cette fois-ci sur deux axes différents et à la même excentricité par rapport au point de fixation.

Dans l'expérience 1, la cible et le distracteur étaient présentés simultanément de part et d'autre de l'axe vertical, la cible apparaissant toujours soit à droite, soit à gauche au sein d'un bloc d'essais. On variait l'excentricité de la cible (0.5° à 4°) par rapport au point de fixation ainsi que l'angle de la cible par rapport au méridien vertical (10° à 90°) permettant ainsi d'avoir une gamme d'angles de séparation entre cible et distracteur allant de 20° à 180° dans les conditions expérimentales. Les résultats obtenus dans chacune des conditions expérimentales étaient comparés à ceux obtenus dans une condition contrôle correspondante où la cible apparaissait seule à la même excentricité et dans la même direction que dans la

condition expérimentale. Nous avons observé une déviation de la position horizontale d'atterrissage de la saccade initiale en faveur de l'axe central dans la condition expérimentale, suggérant ainsi un effet global, mais uniquement pour les séparations angulaires de 60° ou moins. Toutefois, l'effet global était relativement faible comparé à celui observé pour les saccades horizontales (voir Chapitre 3) et les saccades purement verticales étaient peu nombreuses. Une explication possible à ce peu de saccades purement dirigées sur le méridien vertical serait que tout simplement, les participants ne seraient pas capables d'effectuer ce type de saccades. Une explication alternative est que la prédictibilité de l'hémichamp de présentation de la cible biaise les saccades même purement verticales vers le côté de présentation de la cible, empêchant donc ces saccades d'être réalisées et ainsi un effet global d'être observé.

Ainsi, dans la seconde expérience nous avons présenté dans un premier bloc séparé (bloc contrôle) une cible seule sur l'axe vertical et à une excentricité variable par rapport au point de fixation (1° à 4°), cela afin de vérifier la précision des saccades verticales en l'absence de possible biais stratégique vers la droite ou vers la gauche. Puis, dans une seconde série de blocs, cette condition dans laquelle la cible apparaissait seule sur l'axe vertical était mixée avec une condition expérimentale (la même que dans l'expérience 1). Dans la condition expérimentale, la cible apparaissait toujours dans le même hémichamp, à un angle variable par rapport au méridien vertical (10, 22.5 et 30°) et une excentricité variable par rapport au point de fixation (1 à 4°), et simultanément avec un distracteur à la position en miroir dans l'hémichamp opposé. Les résultats observés pour le bloc contrôle seul ont révélé que les participants étaient tout à fait capables d'effectuer des saccades purement verticales. Par contre, pour les essais contrôles des blocs expérimentaux où de nombreuses saccades purement verticales étaient aussi observées, la position d'atterrissage de l'œil tendait à être légèrement déviée vers le côté où la cible était présentée dans les essais expérimentaux. Il est à noter que les résultats observés dans la condition expérimentale étaient sensiblement les mêmes que ceux obtenus dans l'expérience 1. Ainsi, la présentation fréquente d'une cible dans un même hémichamp, tend à biaiser les saccades vers cet hémichamp, même lorsque la cible apparaît sur l'axe vertical. Cependant, la déviation est légère, suggérant donc qu'elle contribue, mais ne peut à elle seule expliquer la quasi-absence de saccades atterrissant exactement entre la cible et le distracteur dans les essais expérimentaux.

Dans la troisième étude, nous avons alors étudié si un effet global plus franc pouvait être généré sur la base de stratégies visuelles élaborées à partir de l'incertitude de l'hémichamp de la cible, et cela pour des stimuli présentés en miroir autour de l'axe vertical et

horizontal. Pour cela, nous avons repris les conditions expérimentales et contrôles de l'expérience 1, utilisant néanmoins une gamme moins large d'angles (15 et 25°) et d'excentricités (2-4°), et nous avons manipulé la prédictibilité de l'hémichamp de la cible. Celle-ci était soit maximale (la cible était toujours dans le même hémichamp), soit minimale (la cible apparaissait dans 50% des essais à droite et 50% des essais à gauche). Sous l'hypothèse où des stratégies visuelles peuvent aussi générer un effet global (He & Kowler, 1989), nous nous attendions à observer une déviation des points d'atterrissage des saccades plus marquée vers le méridien vertical/horizontal, dans la condition où la prédictibilité de l'hémichamp de la cible était minimale. Les résultats obtenus ont montré que la présentation simultanée de deux stimuli visuels de part et d'autre du méridien vertical ou du méridien horizontal entraînait un effet global, mais surtout lorsque la prédictibilité de l'hémichamp de la cible était minimale. Lorsque la prédictibilité de l'hémichamp de la cible était maximale, seules de minimes et peu fréquentes déviations vers l'axe médian étaient observées, et presque uniquement dans la condition verticale.

Ainsi, en accord avec He et Kowler (1989), et en désaccord avec les données de Ottes et al. (1985), un effet global peut être généré principalement par des stratégies visuelles, aussi bien autour de l'axe vertical, qu'autour de l'axe horizontal. Elles seraient mises en jeu lorsque les mécanismes d'intégration spatiale seraient relativement inefficaces. Très vraisemblablement, les limitations de ces mécanismes de part et d'autre du méridien vertical et encore plus du méridien horizontal, reflètent la forme oblongue des champs récepteurs des neurones du colliculus supérieur et le fait qu'ils soient orientés le long des méridiens. Le fait que la stimulation en miroir autour du méridien horizontal est dans l'ensemble moins susceptible d'induire un effet global qu'autour du méridien vertical, même dans des conditions minimales de prédictibilité, pourrait être due à de légères différences de taille des champs récepteurs, mais ne semble pas refléter de différences fondamentales au niveau des mécanismes mis en jeu au sein et entre les colliculi.

3. Conclusion

Nos résultats vont dans le sens d'un effet global lié à des facteurs de bas niveau, car nous avons observé une déviation vers le centre de gravité de la configuration lorsque celle-ci était distribuée de part et d'autre du méridien vertical et dans une moindre mesure, du méridien horizontal. Ainsi, un effet global bilatéral est possible, et la séparation angulaire entre la cible et le distracteur au-delà de laquelle cet effet est annulé (60°) est supérieure aux

20° précédemment supposés par Walker et al. (1997). Le fait que l'effet soit réduit et bien plus faible que le long des axes (pour comparaison voir Chapitre 3) peut s'expliquer à partir des propriétés des neurones du colliculus supérieur, notamment leur forme oblongue et leur orientation le long des méridiens. Toutefois, il apparaît de façon nette que les processus liés à des stratégies visuelles jouent un rôle important dans la production des mouvements saccadiques, et peuvent générer presque à eux seuls un effet global. Ainsi, l'effet aurait deux faces, l'une de bas niveau, l'autre de plus haut niveau, et la dernière serait mise en œuvre lorsque la première ferait en quelque sorte défaut.

On the limitation of saccade averaging across visual hemifields and the role of visual strategies in determining saccadic endpoints

Soazig Casteau & Françoise Vitu

Laboratoire de Psychologie Cognitive, CNRS,

Université de Provence, Marseille, France

En préparation pour soumission à :

Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance

Keywords (5):

Saccade Metrics, Global Effect, Saccade Averaging, Visual Strategies, Hemifield

For correspondence and reprints, please write to:

Françoise Vitu-Thibault,
Laboratoire de Psychologie Cognitive,
CNRS, Université de Provence,
Centre St Charles, Bâtiment 9, Case D,
3 Place Victor Hugo, 13331 Marseille Cedex 03.
Francoise.Vitu-Thibault@univ-provence.fr
Phone: 33 (0)4 13 55 09 96 / Fax: 33 (0)4 13 55 09 98

s

ABSTRACT

=====

The global effect or tendency to move our eyes towards the center of gravity of the peripheral configuration formed by nearby stimuli is a very robust phenomenon. Also referred to as saccade averaging, this reflects low-level spatial-integration mechanisms at the level of the Superior Colliculus (SC). In order to further explore its neural bases and the possible role of visual strategies, the present studies tested the presence and properties of the global effect across the vertical and the horizontal meridian that is when distractor and target stimuli were displayed at mirror symmetric locations around either of the meridians. We first showed that the global effect crossed both the horizontal and the vertical meridians, even when the target hemifield was held constant within a block of trials. However, the effect was rather small, and smaller than when the target was equally likely to appear in either hemifield within a block. It was also smaller than the effect which is typically reported for stimuli displayed along the horizontal meridian. This observation was completely consistent with the predictions that can be derived from the properties of neurons in the SC, and hence comforted the saccade-averaging account of the phenomenon. Still, the effect observed in maximal target-uncertainty conditions was evidence for another form of global effect which intentionally drives the eyes to the center of gravity of the visual display, thus reviving He and Kowler's (1989) early assumption that visual strategies may also be responsible for the global effect.

Humans as well as monkeys are quite good at directing their eyes rapidly and precisely to a single target object presented in the peripheral visual field. However, both show much poorer performance when the target is displayed with just one additional, though spatially-proximal stimulus. Quite invariably, the eyes quickly move to an intermediate location between the stimuli (Coren & Hoenig, 1972) or center of gravity of the global visual configuration (Findlay, 1982), and in the rare instances where the eyes do attain the target in just one single shot, this is at great cost in terms of timing (e.g. Coeffe & O'Regan, 1987). This rather universal property of saccadic eye movements, known as global effect, is classically accounted for in terms of low-level spatial-integration mechanisms at the level of the Superior Colliculus (SC), an integrative and multilayered midbrain structure involved in orienting responses (Arai & Keller, 2004; Findlay & Walker, 1999; Kopecz & Schoner, 1995; Meeter, Van der Stigchel & Theeuwes, 2010; van Opstal & van Gisbergen, 1989; Wilimzig, Schneider & Schoner, 2006; see also Trappenberg, Dorris, Munoz & Klein, 2001). In that respect, it is also referred to as saccade averaging. Here we investigated the global effect across vertical and horizontal meridians in order to re-evaluate the respective contributions of saccade averaging and higher-level visual strategies to this phenomenon.

The classical, saccade-averaging account of the global effect which was originally proposed by Findlay (1982) stems from the rather poor resolution of the SC and the related fact that spatial coding in the SC is distributed over populations of neurons (see also Lee, Rohrer & Sparks, 1988). Neurons in the retinotopically-organized sensory map of the superficial layers of the SC have large and overlapping receptive fields (Goldberg & Wurtz, 1972; McIlwain, 1975), while neurons in the topographic motor map of the deeper layers encode for saccades with a large range of amplitudes and directions (Sparks, Holland & Guthrie, 1976). In addition, neurons within the different layers of the SC are interconnected (Behan & Kime, 1996), and as suggested by several electrophysiological and anatomical

studies, some tend to spread their excitatory activity to neighboring sites in the map, while others inhibit more distant neurons (McIlwain, 1982; Meredith & Ramoa, 1998; see also Mize, Jeon, Hamada & Spencer, 1991; but see Lee & Hall, 2006; Watanabe, Kobayashi, Inoue & Isa., 2005). Thus, when two visual stimuli appear at proximal locations in the visual field, they activate directly and/or indirectly two large and overlapping populations of neurons. This favors the build up of neuronal activity at an intermediate location in the map, and in turn triggers the execution of a saccade to a corresponding, intermediate location in space (Edelman & Keller, 1998; van Opstal & van Gisbergen, 1989).

In a number of papers, this predominant saccade-averaging account was challenged by an alternative view, which attributed the global effect instead to high-level motor plans and visual strategies (e.g. He & Kowler, 1989; see also Chou, Sommer & Schiller, 1999; Coren & Hoenig, 1972; McConkie, Kerr, Reddix & Zola, 1988). According to this, saccades would be programmed based on observers' expectations of the likely target location(s), and accurate saccades as well as center-of-gravity tendencies would be intended movements aimed at optimizing motor programming and/or visual information intake. This assumption however received relatively little attention and was rejected based on a number of findings which contradict the notion that visual strategies or high-level visual and cognitive processes may be responsible for the global effect (for reviews see Findlay & Walker, 1999; Vitu, 2008). Neural data clearly established that the effect relies at least partly on low-level, visuo-motor mechanisms. They showed that electrical stimulation of two regions of the intermediate/deeper layers of the SC, and hence simultaneous stimulation of two populations of neurons coding for different saccade vectors triggers, exactly as double visual stimulation, the execution of a saccade of averaged amplitude and direction (Robinson, 1972; see also Robinson & Fuchs, 1969). On the other hand, behavioral data suggested that the global effect which moves the eyes in fact closest to the most, but not the least visible stimulus of a pair

(i.e. the most luminous or the largest; Deubel, Wolf & Hauske, 1984; Findlay, 1982), corresponds to default, reflex-like responses which can be suppressed only after rather long saccade latencies (e.g. Coëffé & O'Regan, 1987; Ottes, Van Gisbergen & Eggermont, 1985).

The additional finding that presentation of the saccade-target stimulus at a predictable, constant location within a block of trials only slightly reduced the global effect further confirmed the primacy of low-level sensory-motor mechanisms and definitely ruled out a higher-level interpretation (Coëffé and O'Regan, 1987). Still, contradictory evidence reported by He and Kowler (1989), that a global effect between two simultaneously displayed stimuli (a target and a distractor) can be observed only when the uncertainty of target location is maximal, but not when it is minimal (see also Watanabe, 2001) remained unexplained, and the authors' interpretation of Ottes et al.'s (1985) global effect purely in terms of visual strategies almost completely neglected (see Findlay & Walker, 1999; Vitu, 2008). Careful examination of both the stimulus configurations used in the different studies and the predictions of the saccade-averaging account suggests however that differences in saccade direction may have largely contributed to the discrepancy between the findings, and hence that visual strategies may intervene most favourably in some display conditions. In Coëffé and O'Regan's (1987) study, target and distractor stimuli were presented along the horizontal meridian, and in the studies of He and Kowler (1989) and Ottes et al. (1985), stimuli were presented at mirror symmetric locations on each side of the vertical and the horizontal meridian respectively. And as a matter of fact, spatial coding in the SC does predict differences in terms of saccade averaging between these different stimulus configurations.

The representation of visual space at the level of the SC is divided in two, with each half projecting on the contralateral SC. Importantly, however, the receptive fields of neurons encoding for locations near the vertical and the horizontal meridians, which have some kind of elliptical, potatoes shape, tend to be vertically and horizontally elongated respectively

(McIllwain, 1975). Furthermore, some of the neurons' receptive fields near the representation of the vertical meridian tend to slightly cross the vertical midline (Goldberg & Wurtz, 1972), thus suggesting that stimuli on and near the vertical meridian project in both colliculi. The same is true at the level of the motor map where some neurons have movement fields crossing the vertical meridian (for a review see McIllwain, 1991), a finding which goes well with Robinson's (1972) early proposal that the computation of vertical saccades may require the cooperative activity of both colliculi. Given all these constraints, saccade averaging very likely operates across both the horizontal and the vertical meridians, but it is probably much tinier and restricted to a smaller region than along the horizontal meridian. This may be the reason why He and Kowler (1989), unlike Coëffé and O'Regan (1987), failed to observe a global effect in conditions where the target appeared at a predictable location. Note however, that the lack of perfectly comparable distractor and no-distractor, control conditions in He and Kowler's study may have prevented the authors to capture modest saccade-averaging tendencies across the vertical meridian.

On the other hand, there are short-range excitatory connections within each SC (McIllwain, 1982), but there might not be excitatory connections between the caudal regions of contralateral SC. Fibers which go through the commissure have been reported to be mainly inhibitory, except for those shorter, rostro-rostral connections (e.g. Munoz & Istvan, 1998). The only suggestive evidence for excitation between contralateral caudal SC regions comes from data showing that inter-collicular connections play a role in the execution of vertical saccades (Wallace, Rosenquist & Sprague, 1989; see also Olivier, Porter & May, 1998). As excitatory interactions very likely contribute to saccade averaging (van Opstal & van Gisbergen, 1989; but see Lee et al., 1988; Meeter et al., 2010), saccade averaging may thus be less likely between left and right hemifields than between upper and lower visual fields, exactly as suggested by the findings of He and Kowler (1989) in comparison with Ottes et

al.'s (1985) findings. At the same time, as suggested by He and Kowler (1989), the possibility remains that the global effect reported by Ottes et al. (1985) was simply due to their experimental design. As the target appeared randomly in upper and lower hemifields in a block of trials, the authors may have simply measured the effect of visual strategies, but not saccade averaging per se.

The following three experiments were designed to test these alternative assumptions. They provided a strong test of pure saccade averaging across visual hemifields and re-examined the possible role of visual strategies in these particular instances. The first two experiments were aimed at more clearly establishing whether, as predicted by the properties of collicular neurons, saccade averaging can be observed across the vertical midline, thus in the absence of possible visual strategies; it additionally determined the maximum-threshold separation angle between contralateral stimuli for saccade averaging to occur. Experiment 3 extended the approach to stimuli displayed across the horizontal meridian and for maximal vs. minimal predictability of the target hemifield. In all three experiments, a classical distractor paradigm was used in which the saccade target stimulus was displayed simultaneously with or without a distractor. Distractor and target stimuli were displayed at mirror symmetric locations around the vertical (Experiments 1-2) and the horizontal meridian (Experiment 3), while their eccentricity and the separation angle between them were manipulated.

GENERAL METHODS

Observers

The experiments were run at the University of Provence. Twelve individuals took part in Experiment 1, ten of them participated in Experiment 2, and a different group of eight individuals participated in Experiment 3. All participants reported having normal vision and

were unaware of the purpose of the experiment. The experiments were performed in accordance with the ethical standards laid down in the 1964 Declaration of Helsinki and individuals gave their informed consent prior to their participation in the study.

Stimulus Material

In all three experiments, simple geometric shapes were used as target and distractor stimuli; the target was a triangle (Δ) always oriented upwards, and the distractor was a circle (o). The triangle at its basis subtended about .26 degrees of visual angle and the circle had a diameter of .20°, at a distance of 850 mm from the participants' eyes. In half the trials, one lighted pixel was displayed at the center of the triangle and in the other half the triangle was left empty. Stimuli, displayed in white on a black background, had a luminance of 9 cd/m².

Procedure

The room was dark except for a dim indirect light source. The participant was seated in an adjustable chair in front of a computer screen. A dental print was made in order to minimize his or her head movements. Each block of trials started after setting up the eye tracker and running a calibration phase. Calibration was made using 15 points presented successively on the entire screen: five points on both diagonal axes and five points around the central horizontal axis of the screen. Participants were asked to press a button when they were fixating very precisely at the dot location. If the correlation between the actual and the estimated eye location was satisfactory (more than .99), the block of trials began. Otherwise another calibration phase was initiated.

Each trial started with the presentation of a small cross at the center of the screen. The participant was asked to fixate precisely at the center of the cross and when the computer detected a fixation in a vertically-elongated rectangular region (0.3° x 0.4°) centered on the

cross, the cross was removed and the stimuli (the target and the distractor in the experimental condition, and only the target in the control condition) were displayed (gap of 0 ms). Participants were asked to move their eyes as quickly and as accurately as possible to the target, while ignoring the distractor. Then, they performed a discrimination task on the target; by pressing the right or the left hand button respectively, they indicated whether or not there was a pixel in the triangle. To encourage participants to move their eyes precisely to the target, button press could only be made after their eyes had crossed an invisible boundary positioned one degree in front of the target, at least on those trials where the target was displayed at an eccentricity greater than 1° . Following button press, the stimuli were removed and two symbols (a number and a letter, 'C' or 'F') were displayed for one second in the lower part of the screen; these indicated respectively the trial number and whether the participant's response was correct or false. This latter phase served breaking the rhythm associated with the saccade target task, and hence discouraged anticipatory saccades. After a delay of 1 second, a new trial began. Eye-movement data were stored from the beginning of a trial (display of the initial fixation cross) until button press. Each experiment lasted for about three to four hours; participants ran the experiments at their own pace, most of them taking a break half way.

Apparatus

Eye movements were recorded using a Dual-Purkinje-Image Eye-Tracker (Fourward Technologies, Inc.), which samples the right eye position every millisecond and with an accuracy of 10 min of arc. The eye tracker was connected with two computers; the first one recorded the eye-movements and analyzed them online, and the second one controlled the visual presentation of the stimuli. Eye movements were constantly sent from the first computer to the second, so that the visual display could be changed contingent on the position

of the eye. The eye movements were analysed online and then reprocessed offline, using the software developed at the Catholic University of Leuven (Belgium) by Van Rensbergen and de Troy (1993). Stimuli were displayed on a 17-inch CRT monitor with 60-Hz refresh rate. Vision was binocular.

Data analysis

The characteristics of the first saccade initiated after stimulus onset were analyzed in the different conditions. Trials were selected for analysis based on the following criteria: (1) the stimuli (target or target and distractor) were displayed during a fixation and not during a saccade, (2) there was no artefact or signal irregularity in the trial, (3) there was no blink before or after the initial saccade, (4) a saccade was indeed launched after stimulus presentation, (5) the average position of the fixation before saccade onset (as measured offline) was within less than $\pm 0.5^\circ$ in the horizontal direction and $\pm 1^\circ$ in the vertical direction from the center of the fixation cross, and (6) the latency of the initial saccade was more than 80 ms in order to remove anticipatory eye movements.

To test whether the distractor, in the hemifield opposite to the target deviated the eyes from their goal, we analysed the eye's initial landing position in the direction perpendicular to the meridian around which the stimuli were displayed, that is the horizontal landing position in vertical displays and the vertical landing position in horizontal displays, using two complementary indexes. The first index, or *landing position error* calculated the difference on each trial between the horizontal (vertical) landing position of the initial saccade and the horizontal (vertical) coordinate of the target. The second, standardized index estimated the proportion of center-of-gravity responses. This referred to as *Global Effect Percentage* or *GEP* (Findlay, Brogan & Wenban-Smith, 1993) was calculated using the following formula:

$$GEP = 100 * ((L_x - L_{cd}) / (L_{ct} - L_{cd})), \quad (1)$$

where L_x was the mean horizontal (vertical) landing position in a given experimental, distractor condition, and L_{ct} and L_{cd} corresponded respectively to the mean horizontal (vertical) landing position in two control conditions with no distractor, one in which the target was presented at the same location as the target in the experimental condition (or target-control condition) and another one in which the target appeared at the same location as the distractor (or distractor-control condition). A GEP value of 50% indicated that the landing position on distractor trials was exactly midway between the landing positions on distractor- and target-control trials respectively. A GEP value of 0% indicated that the eyes landed on average at the same location as with a single target at the distractor location, and a GEP value of 100% indicated that the eyes landed on average at the same location as with a single target at the target location.

For control, the landing position error in the direction of the target (vertical in vertical displays and horizontal in horizontal displays) was also analyzed, as well as the corresponding *saccade latency*, or the delay between the onset of the stimuli and the start of the saccade. In all analyses, means and proportions were calculated for each participant. An analysis of variance was run on the mean for each participant in each condition. Post-hoc tests were Newmann-Keuls.

EXPERIMENT 1

=====

As a first test of the global effect across the vertical meridian, we measured the accuracy of saccades to a target presented in the left or the right visual hemifield, and with or without a distractor at a mirror symmetric location in the contralateral hemifield. The target always appeared in the same hemifield in a given block of trials and was presented at variable eccentricities from a previously-displayed fixation stimulus and variable angles from the

vertical meridian. On experimental trials where the target appeared simultaneously with a distractor, the separation angle between distractor and target was thus twice as large as the target presentation angle (see Figure 1).

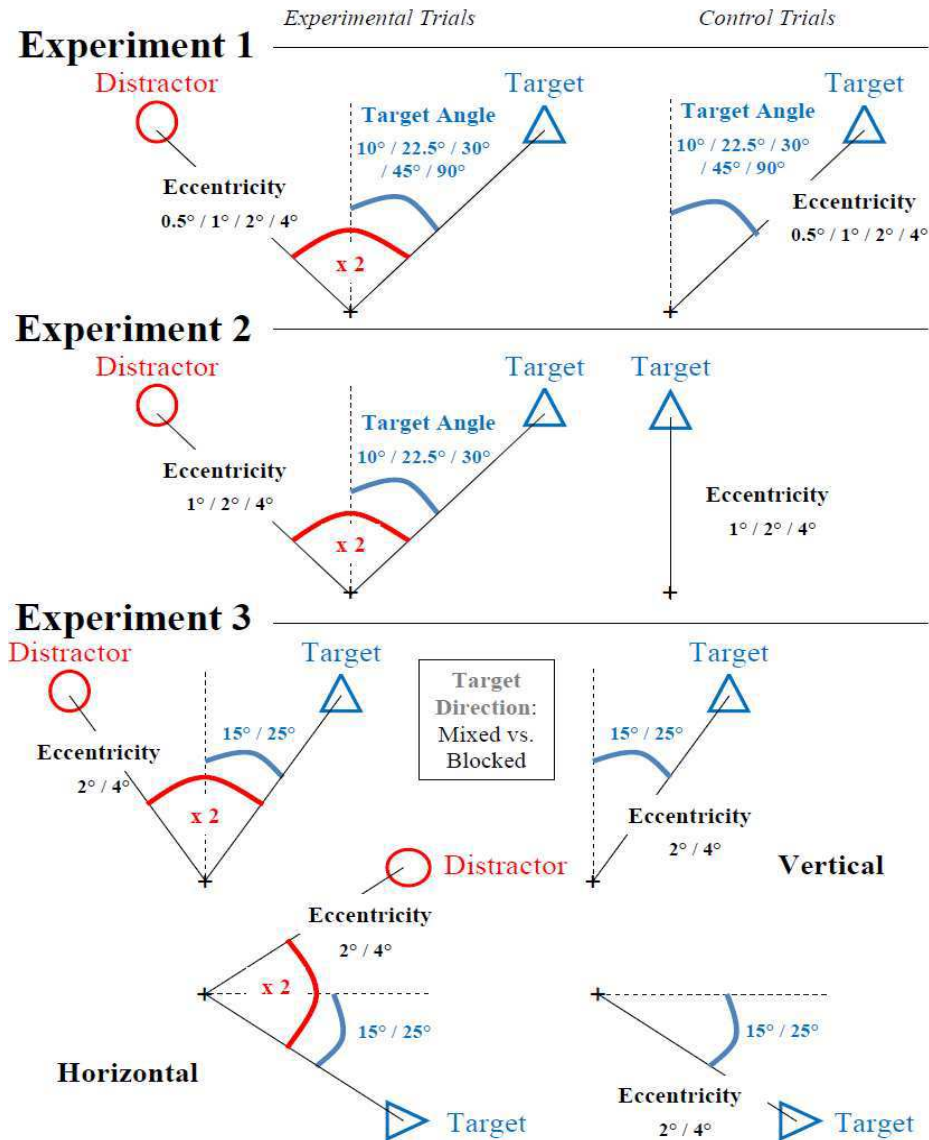


Figure 1. Ranges of tested target eccentricities and target angles (as measured from the vertical or the horizontal meridian) in both the experimental (left panels) and the control conditions (right panels) of Experiments 1-3 (top to bottom panels). In Experiments 1-2, stimuli were arranged around the vertical meridian, and in Experiment 3, they were arranged around the vertical or the horizontal meridian.

Methods

Four variables were manipulated, including condition with two levels (control/no-distractor vs. experimental/distractor), target hemifield with two levels (left vs. right), target

eccentricity with four levels (.5, 1, 2 and 4°) and target angle (as measured from the vertical meridian) with five levels for target eccentricities of 2 and 4° (10, 22.5, 30, 45 and 90°), three levels for target eccentricities of 1° (30, 45 and 90°), and two levels for target eccentricities of 0.5° (45 and 90°). All participants ran all conditions. There were 20 repetitions per combination of each factor level, which resulted in a total of 1200 trials. These were divided into 10 blocks of 120 trials, 5 with a target to the right and 5 with a target to the left. All combinations of target eccentricities, angles and conditions (experimental vs. control) were equally represented in each block, and were presented in a random order. Half the participants started with right-target blocks, while the other half started with left-target blocks.

Results

Data were excluded if they did not meet the above criteria (see General Methods). These corresponded to 23% of the total number of trials across participants. Given that all target presentation angles could not be tested in all distractor-eccentricity conditions, data were first analyzed separately for the different target eccentricities, using a within-subject design with (1) condition (experimental vs. control), (2) target side (left vs. right) and (3) target angle (with 2, 3 and 5 levels for target eccentricities of 0.5, 1 and 2° and 4° respectively) as independent variables. A second set of analyses was conducted mixing 2- and 4-degree eccentricities, and using a within-subject design with four independent variables, the three above and target eccentricity as the fourth variable.

Saccade metrics. First, we examined the effect of the distractor on the *distributions of the eyes' horizontal landing positions* in the different conditions. For this, we compared the distributions obtained for each combination of distractor eccentricity and target angle on experimental trials, with the distributions in two corresponding control conditions, one where the single target stimulus appeared at the same position as the target in the experimental

condition (referred to as target-control condition), and one where the target was presented at the same position as the distractor (or distractor-control condition). A sample of these distributions in right-target trials is presented in Figure 2.

On target-control trials (blue), thus when a single target was presented in the right hemifield, the distributions were most often aligned with the horizontal target location; this was true for 1-, 2- and 4-degree target eccentricities and for all target angles. Saccades directed to single targets in the left hemifield (as indicated by grey, distractor-control distributions) tended to be slightly less accurate, showing a small bias toward the vertical meridian at least for small presentation angles. Most importantly, in both left and right-target cases, the distributions corresponding to experimental trials (red) largely overlapped with the corresponding target-control distributions, except in a few conditions where the experimental distribution was slightly shifted towards the vertical meridian. These modest global-effect tendencies occurred at small target angles ($\leq 30^\circ$) and tended to be greater at 4- compared to 2-degree eccentricities. Still, the global effect observed in these conditions remained relatively small, and clearly failed to yield pure vertical saccades along the vertical meridian.

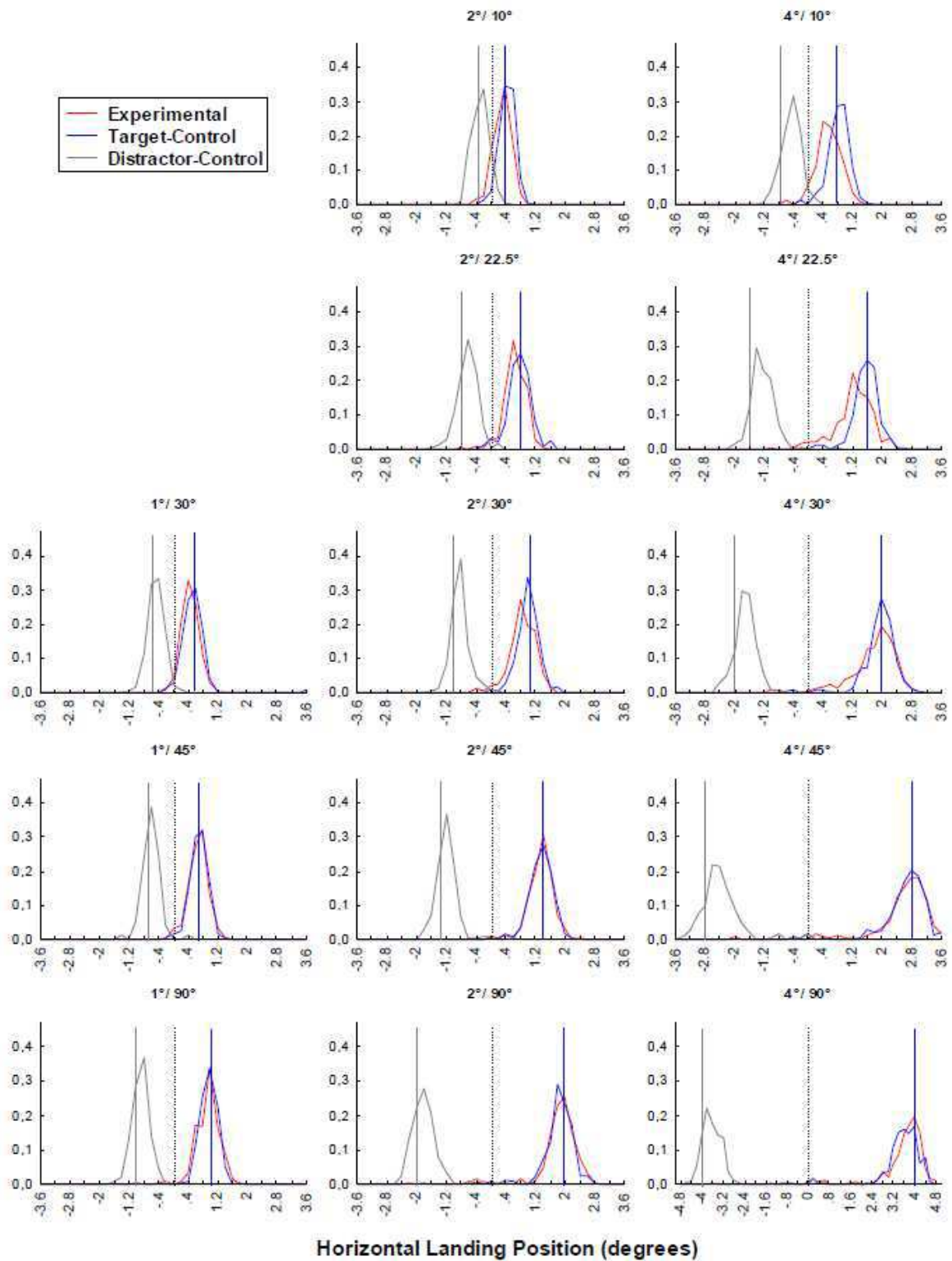


Figure 2. Distributions of horizontal landing positions in experimental (red) and target- (blue) and distractor-control trials (grey), in Experiment 1 for target eccentricities of 1, 2 and 4° (columns) and the five different target angles (rows). Only right-target trials of the experimental condition are shown. On each graph, grey and blue vertical lines indicate the horizontal deviation (or x-coordinate) of distractor and target stimuli respectively, from the vertical meridian. The vertical dotted line represents the vertical meridian.

In Figure 3, the *mean horizontal landing position error* of the initial saccades was plotted as a function of target angle for experimental vs. target-control trials, and separately for the different eccentricities, but across left- and right-target sides. This first confirmed the relative accuracy of saccades in the control condition; positions errors directed mainly towards the vertical meridian, increased on average from 0° to a maximum of 0.5° as the target was presented further towards the periphery and further away from the vertical meridian. Importantly, and in line with the above observations, the error was only slightly greater in the experimental condition, but differed systematically from the control for target angles of 30° or less, irrespective of target eccentricity.

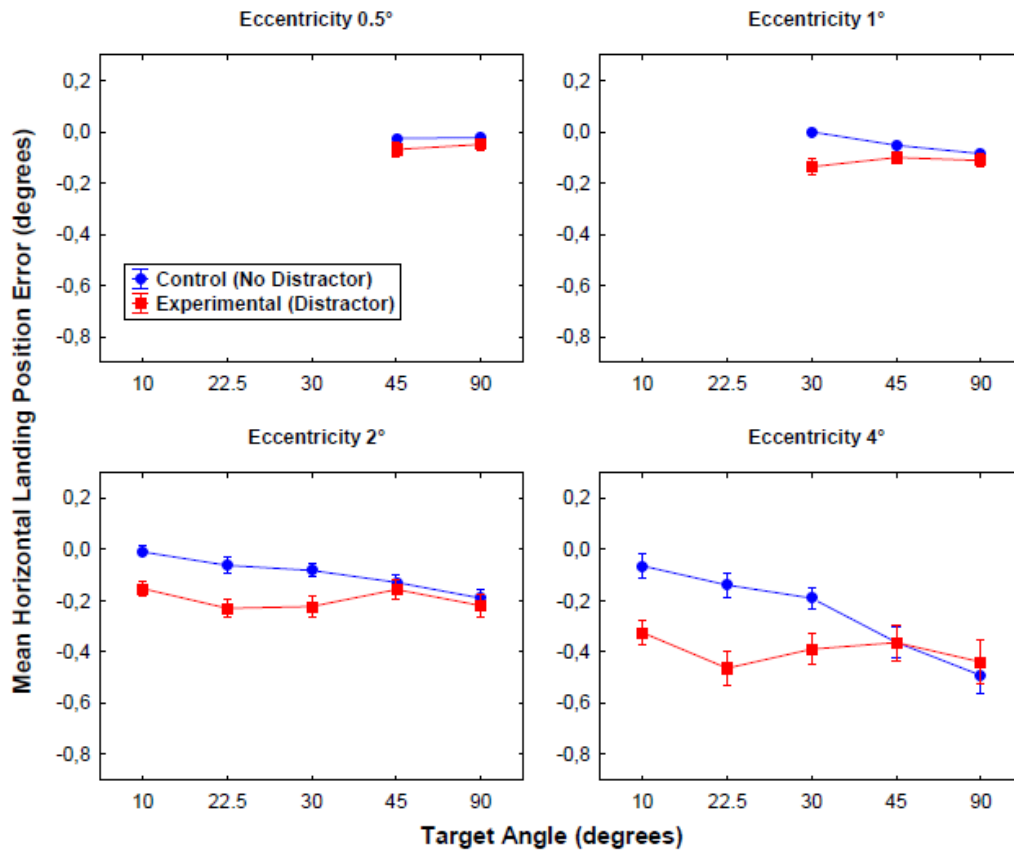


Figure 3. Mean horizontal landing position error in the target-control (blue) and the experimental condition (red) of Experiment 1 as a function of target angle, separately for the different stimulus eccentricities, and across left- and right-target cases. A value of zero indicated maximal accuracy; negative values indicated deviations towards the vertical meridian and positive values, deviations away from both the vertical meridian and the target.

Separate analyses of variances revealed a significant effect of condition for all target eccentricities, except the smaller, 0.5-degree eccentricity ($F(1,11) = 3.92$, $p < .07$, $F(1,11) =$

28.59, $p < .0005$, $\underline{F}(1,11) = 23.61$, $p < .0005$ and $\underline{F}(1,11) = 16.29$, $p < .001$, respectively for 0.5-, 1-, 2-, and 4-degree eccentricities), and a significant effect of target angle for the two largest eccentricities ($\underline{F}(1,11) = .99$, $\underline{F}(2,22) = 1.29$, $\underline{F}(4,44) = 8.66$, $p < .0005$ and $\underline{F}(4,44) = 8.65$, $p < .0005$). The interaction between condition and angle was also significant for all eccentricities except the smaller one ($\underline{F}(1,11) = .30$, $\underline{F}(2,22) = 7.77$, $p < .005$, $\underline{F}(4,44) = 8.71$, $p < .0005$, $\underline{F}(4,44) = 11.90$, $p < .0005$). As revealed in planned comparisons, this came from the difference between the experimental and the control condition being significant only for angles of 30° and less in 2- and 4-degree eccentricity cases (F 's ≥ 11.88 ; other F 's ≤ 1.60), and angles of 30 and 45° in the 1-degree eccentricity (F 's ≥ 10.56 ; other $F = 3.05$); note however that the difference in the latter, 45° angle remained rather small ($\sim .05^\circ$). Target side also had a significant effect in all, but the smallest eccentricity ($\underline{F}(1,11) = 3.01$, $\underline{F}(1,11) = 7.37$, $p < .025$, $\underline{F}(1,11) = 12.12$, $p < .005$ and $\underline{F}(1,11) = 17.71$, $p < .001$); this indicated an overall tendency for the eyes to land slightly closer (by less than 0.3°) to the vertical meridian in left- compared to right-target cases. Target side interacted with angle in 0.5-, 2- and 4-degree eccentricities ($\underline{F}(1,11) = 7.50$, $p < .05$, $\underline{F}(4,44) = 2.79$, $p < .05$, $\underline{F}(4,44) = 2.95$, $p < .05$) and with condition in the 1-degree eccentricity ($\underline{F}(1,11) = 4.90$, $p < .05$), but this did not reveal any consistent pattern and the differences were overall rather small (see Table 1). Another analysis conducted across target eccentricities of 2° and 4° yielded in addition, a significant effect of target eccentricity ($\underline{F}(1,11) = 47.98$, $p < .0005$), as well as significant interactions between target eccentricity and target side ($\underline{F}(1,11) = 9.28$, $p < .01$), target eccentricity and angle ($\underline{F}(4,44) = 4.75$, $p < .005$) and target eccentricity, angle and condition ($\underline{F}(4,44) = 3.65$, $p < .01$).

	Eccentricity 0.5°				Eccentricity 1°			
	Control		Experimental		Control		Experimental	
	Left	Right	Left	Right	Left	Right	Left	Right
Angle								
10°								
22.5°								
30°					-0,03	0,03	-0,23	-0,05
45°	-0,06	0,01	-0,13	-0,01	-0,09	-0,01	-0,17	-0,03
90°	-0,03	-0,02	-0,06	-0,04	-0,11	-0,06	-0,15	-0,07
	Eccentricity 2°				Eccentricity 4°			
	Control		Experimental		Control		Experimental	
	Left	Right	Left	Right	Left	Right	Left	Right
Angle								
10°	-0,09	0,07	-0,25	-0,06	-0,26	0,13	-0,51	-0,15
22.5°	-0,14	0,02	-0,34	-0,12	-0,30	0,02	-0,62	-0,30
30°	-0,17	0,00	-0,30	-0,15	-0,31	-0,07	-0,55	-0,23
45°	-0,21	-0,04	-0,26	-0,06	-0,49	-0,24	-0,51	-0,22
90°	-0,22	-0,16	-0,26	-0,18	-0,56	-0,42	-0,51	-0,37

Table 1. Mean horizontal landing position error in the target-control and the experimental condition of Experiment 1 as a function of target angle, target eccentricity and target side. A value of zero indicated maximal accuracy; negative values indicated deviations towards the vertical meridian and positive values, deviations away from both the vertical meridian and the target.

To more appropriately estimate the deviation of the horizontal landing position that resulted from a contralateral distractor and to compare it across the different target angles and eccentricities, we calculated the *Global Effect Percentage* (see General Methods). As shown in Figure 4 where GEP values were represented as a function of target angle and eccentricity, the deviation was minimal for target angles above 30°; irrespective of target eccentricity, GEP values were greater than 90%, meaning that the eyes landed relatively close to where they landed in the absence of a distractor. For target angles between 30 and 10°, GEP values were lower, getting down to about 80% at the smallest 20-degree angle, thus suggesting that the eyes landed about halfway between the vertical meridian and where they landed in single-target cases. The effect of target angle was significant for all stimulus eccentricities, except the 0.5-degree eccentricity ($F(1,11) = .815$, $F(2,22) = 12.81$, $p < .001$; $F(4,44) = 40.57$, $p < .0001$; $F(4,44) = 49.46$, $p < .0001$ for 0.5-, 1-, 2- and 4-degree eccentricities respectively). Target side had no significant effect, except for the 1-degree eccentricity ($F(1,11) = 5.45$, $p < .05$; other F 's $\leq .64$), and it did not interact with target angle (all F 's ≤ 1.87). Importantly, when an analysis of variance was conducted across the 2- and 4-degree eccentricities, only the effect of target angle remained significant ($F(4,44) = 71.87$, $p < .0005$; other F 's ≤ 1.22),

thus suggesting that the amount of averaging was of about the same extent irrespective of stimulus eccentricity.

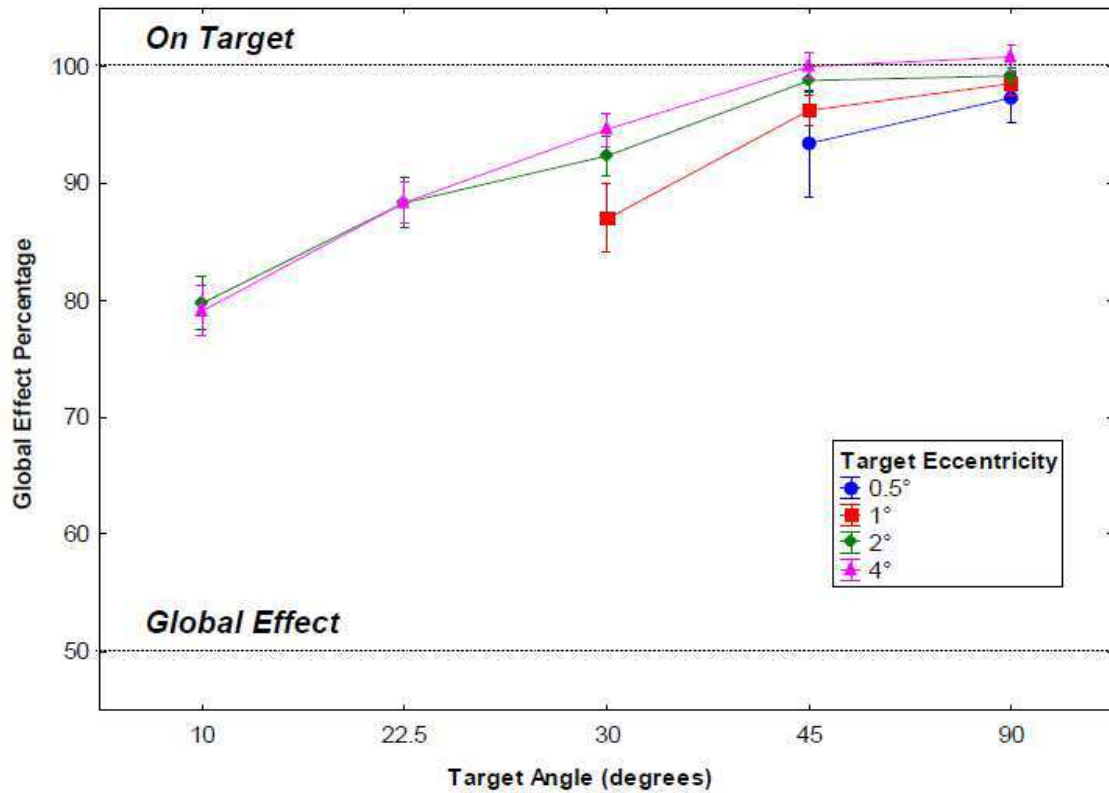


Figure 4. Global Effect Percentage (GEP) as a function target angle for the different stimulus eccentricities in Experiment 1. GEP values of 100% indicated that the eyes landed at the same location as when no distractor was displayed (target-control trials), thus quite near the target location; GEP values of 50% indicated that the eyes landed exactly midway between where they landed in distractor- and target-control trials.

Finally, to control that the effect of the distractor was specific to the horizontal direction, we calculated *the mean vertical landing position error* of the initial saccades in the different stimulus configurations. As can be seen in Table 2, the vertical error was relatively small, being less than 0.5° on average. In most cases, this reflected an undershoot of target location, except for 90-degree target angles (or horizontal cases) where the eyes were relatively well aligned with the horizontal midline or slightly above it, depending on the target presentation side; saccade accuracy was in fact slightly greater for left compared to right target. Both the effects of target angle and target side were significant in all eccentricities, except the smallest, 0.5° eccentricity (angle: $F(1,11) = 2.01$, $F(2,22) = 11.21$, $p < .0005$,

$\underline{F}(4,44) = 20.32$, $p < .0005$ and $\underline{F}(4,44) = 20.37$, $p < .0005$; side: $\underline{F}(1,11) = 1.92$, $\underline{F}(1,11) = 7.76$, $p < .01$, $\underline{F}(1,11) = 6.74$, $p < .025$ and $\underline{F}(1,11) = 59.11$, $p < .0005$; for 0.5-, 1-, 2- and 4-degree eccentricities respectively), and the interaction between angle and target side was significant in 2- and 4-degree eccentricities ($\underline{F}(4,44) = 7.94$, $p < .0005$ and $\underline{F}(4,44) = 8.44$, $p < .0005$; other F 's ≤ 2.96). The error also tended to increase as the target became more eccentric, as revealed by another analysis of variance conducted across 2- and 4-degree eccentricities (eccentricity: $\underline{F}(1,11) = 9.23$, $p < .01$; eccentricity x angle: $\underline{F}(4,44) = 12.05$, $p < .0005$). Most importantly, the error was of about the same extent in the presence or the absence of a distractor; condition had no significant effect (all F 's ≤ 4.28), and it interacted only with target angle in the 2-degree eccentricity condition ($\underline{F}(4,44) = 3.24$, $p < .05$; other F 's ≤ 1.52). However, note that for target angles less than 90° , saccade accuracy was at best only slightly greater in the experimental condition.

	Eccentricity 0.5°				Eccentricity 1°			
	Control		Experimental		Control		Experimental	
	Left	Right	Left	Right	Left	Right	Left	Right
Angle								
10°								
22.5°								
30°					0,02	-0,06	-0,06	-0,06
45°	0,03	-0,05	0,01	-0,03	0,02	-0,08	-0,02	-0,08
90°	0,01	0,02	0,02	-0,01	0,06	0,01	0,04	-0,02
	Eccentricity 2°				Eccentricity 4°			
	Control		Experimental		Control		Experimental	
	Left	Right	Left	Right	Left	Right	Left	Right
Angle								
10°	-0,11	-0,10	-0,12	-0,12	-0,42	-0,44	-0,39	-0,45
22.5°	-0,13	-0,18	-0,06	-0,15	-0,23	-0,34	-0,16	-0,36
30°	-0,13	-0,18	-0,10	-0,14	-0,18	-0,46	-0,19	-0,40
45°	0,00	-0,22	-0,09	-0,17	-0,21	-0,52	-0,10	-0,42
90°	0,17	-0,05	0,09	-0,07	0,29	-0,11	0,27	-0,16

Table 2. Mean vertical landing position error in the target-control and the experimental condition of Experiment 1 as a function of target angle, stimulus eccentricity, and target side. A value of zero indicated maximal accuracy; negative and positive values indicated respectively that the eyes landed below and above the target.

Saccade Latency. Figure 5 presented the mean latency of saccades in the experimental vs. the control condition as a function of target angle, and separately for the different eccentricities, but across target sides. In the control condition with no distractor, saccade latency was of about 184 ms on average in all conditions, except for targets displayed at eccentricities of 1 and 0.5° ; in those cases, saccade latency raised up to about 197 and 230 ms respectively. This was in accordance with previous data showing that saccades to foveal

targets are initiated later (Kalesnikas & Hallett, 1994). The more surprising finding was that saccade latency remained relatively unaffected by the presence of an additional contralateral distractor displayed within an angle of 60° or less from the target (i.e. target angle $\leq 30^\circ$), while it was inflated at greater separation angles. Thus, contralateral distractors which deviated the eyes away from the target failed to affect saccade onset time, while contralateral distractors which had no impact on saccade accuracy tended to delay saccade onset.

For all eccentricities, there were significant effects of condition ($F(1,11) = 45.72$, $p < .0005$, $F(1,11) = 35.27$, $p < .001$, $F(1,11) = 19.78$, $p < .005$ and $F(1,11) = 32.87$, $p < .0005$, for .5, 1, 2 and 4° eccentricities respectively), target angle ($F(1,11) = 13.09$, $p < .005$, $F(2,22) = 18.11$, $p < .0005$, $F(4,44) = 12.18$, $p < .0005$ and $F(4,44) = 9.74$, $p < .0005$) as well as a significant interaction between condition and angle ($F(1,11) = 4.44$, $p < .05$, $F(2,22) = 12.80$, $p < .0005$, $F(4,44) = 16.02$, $p < .0005$ and $F(4,44) = 10.99$, $p < .0005$). Planned comparisons indicated that the difference between the experimental and the control condition was significant for target angles of 45 and 90° in all target eccentricities (all F 's ≥ 8.13), as well as for angles of 30 and 10° in the 2-degree eccentricity condition ($F(1,11) = 6.91$, $p < .025$ and $F(1,11) = 6.99$, $p < .025$ respectively; other F 's ≤ 4.08). The latter case was the only instance where the distractor effect was facilitating, which suggests that in most cases, the global effect observed at the smallest angles could not be attributed to a reduction of saccade latency, and hence a speed-accuracy trade-off. Analyses across 2° and 4° eccentricities revealed no other significant trend. However, note the rather gradual decrease of the inhibitory distractor effect as stimulus eccentricity increased from 0.5° to 2°, for separation angles between distractor and target of 90 and 180° (or 45- and 90-degree target angles). This suggests that much of the distractor effect had to do with the proximity to the center of the fovea of distractor and target stimuli (see also Walker et al., 1997).

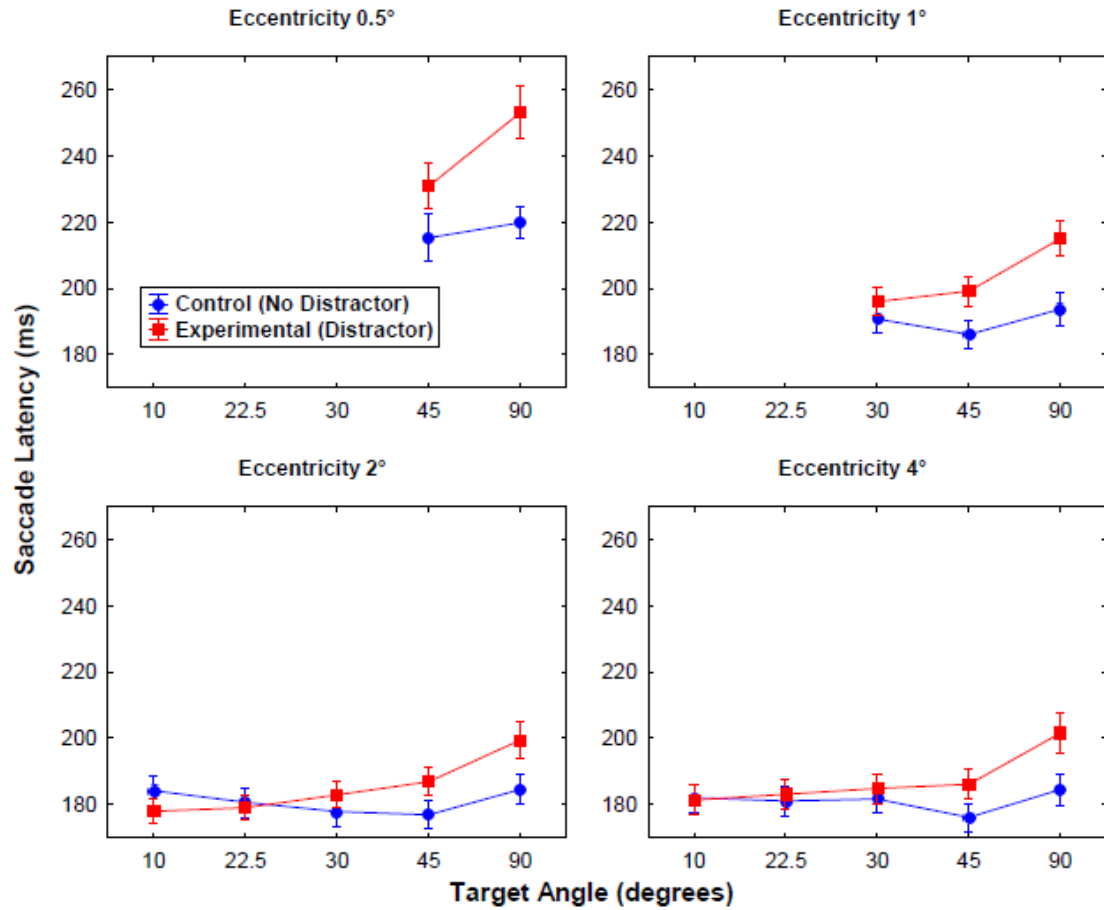


Figure 5. Mean saccade latency in the control (blue) and the experimental condition (red) of Experiment 1 as a function of target angle, separately for the different stimulus eccentricities, and across left- and right-target cases.

Discussion

The aim of this first experiment was to determine whether saccade averaging and hence pure vertical saccades can be obtained with bilateral stimulation and in the absence of possible visual strategies related to the uncertainty of target location around the vertical meridian. Results revealed some trend for a global effect that is a deviation of the eyes away from the saccade target and towards the vertical meridian, and this gradually decreased as the separation angle between distractor and target became larger. However, the deviation was overall rather small, and this may explain why He and Kowler (1989) failed to observe any deviation in similar conditions. Indeed, none of the tested conditions yielded pure vertical

saccades and the largest mean horizontal deviations observed were such that the eyes landed about halfway between the target location and the vertical meridian.

Still, the set of conditions we used allowed us to measure the maximum-threshold separation angle between distractor and target for a significant horizontal eye deviation, and quite interestingly, this matched the minimum-threshold separation angle for a distractor effect on saccade latency. This threshold corresponded to a separation of 60° between the stimuli (i.e. distractor and target were displayed at mirror symmetric locations on 30° axes around the vertical meridian). Under this threshold value, the eyes' horizontal landing position was deviated towards the vertical meridian, thus suggesting a global effect, but saccade latency remained unaffected or tended to show very modest facilitation. Above this threshold value, to the contrary, saccade latency was greatly increased, but saccade accuracy remained relatively unperturbed.

Our threshold estimate was consistent with Ottes et al.'s (1985) previous estimate of the maximum-threshold separation angle for a global effect around the horizontal meridian, (i.e. 60° ; see also Chou et al., 1999; but see Walker et al., 1997). However, the global effect we observed remained much smaller than the one they reported. This was maybe simply due to differences in the ranges of tested stimulus eccentricities (i.e. $0.5\text{-}4^\circ$ compared to $10\text{-}30^\circ$ in Ottes et al.'s study) and/or differences between vertical and horizontal saccades or between inter- and intra-collicular mechanisms. The observation of center-of-gravity trends across left and right hemifields, as well as the reciprocity of the distractor effect on the accuracy and the latency of saccades, which mirrored Walker et al.'s (1997) previous findings within one hemifield (see also Chou et al., 1999), contradicted the idea that there may be differences in the mechanisms that operate within and across the colliculi. Still, as we have seen above, differences in the connectivity across and within the SC could possibly account for the discrepancy between the global effect across the vertical and the horizontal meridians.

An alternative may be that the discrepancy between both sets of findings resulted from the uncertainty of the target hemifield, which was minimal in our study, and maximal in Ottes et al.'s study (see He & Kowler, 1989). As the target in their study, appeared randomly above or below the horizontal meridian, participants may have simply choose to move their eyes in between the two stimuli in order to optimize the localization of the target, at least when not taking the chance to move their eyes randomly to the target or the distractor location. The fact that the distractor induced both a shift and an increase of the spread of the distribution of landing positions in their study, while producing only a shift in our study is consistent with this interpretation. Reversely, the use of a blocked target hemifield in our experiment may have biased pure vertical saccades towards the target's presentation side, and hence reduce the likelihood of pure averaging saccades.

The next two experiments tested these alternative assumptions. Experiment 2 examined whether the predictability of the target hemifield does indeed bias vertical and hence averaging saccades towards the target hemifield, while verifying also that our observers could indeed generate purely vertical saccades. Experiment 3 manipulated the predictability of the target hemifield in order to investigate its influence on the size as well as the profile of the global effect across both the vertical and the horizontal meridian.

EXPERIMENT 2

=====

This experiment was first designed to investigate whether the participants tested in Experiment 1 were able to produce pure vertical saccades. It thus started with one control block of trials with a singleton target presented always on the vertical axis, but at variable

eccentricities; this was referred to as the vertical-blocked control condition (see Figure 1). Second, we investigated whether holding the target presentation side constant within a block of trials as in Experiment 1 could bias vertical saccades (and hence saccade averaging on bilateral trials) towards the target hemifield. For this, we added another set of no-distractor, control trials, referred to as vertical-mixed controls, in which the target always appeared on the vertical axis, but this time within the same blocks as experimental, distractor trials.

On experimental trials, the saccade target which was always displayed in the same hemifield within a block, appeared simultaneously with a contralateral distractor at a mirror symmetric location, exactly as in Experiment 1, except that the range of stimulus eccentricities and target angles was smaller. On both vertical-blocked and vertical-mixed control trials, the range of target eccentricities was the same as in the experimental condition, but note that there were no more control trials on which the target presentation axis matched that in the experimental conditions. The predictions were as follows. If the weak global effect observed in Experiment 1 was a result of the difficulty for participants to generate purely vertical saccades, then in both control conditions, vertical saccades should be relatively imprecise in the horizontal direction. To the reverse, if this was due to a bias towards the target presentation side, then the eyes' landing positions should fall relatively precisely on the vertical meridian in the vertical-blocked control condition, while they would be biased towards the target presentation side on vertical-mixed control trials.

Methods

In the experimental condition, target stimuli appeared at variable eccentricities (1, 2 and 4°) and variable angles from the vertical meridian (30° for target eccentricities of 1° and 10, 22.5 and 30° for 2° and 4° eccentricities), either in the left or the right hemifield depending on the block of trials. In both vertical-blocked and vertical-mixed control

conditions, only target eccentricity was manipulated (1, 2 and 4°). There were 30 repetitions per combination of each factor level, which resulted in a total of 690 trials. These were divided into one first block of 90 trials corresponding to the vertical-blocked condition, and six blocks of 100 trials, which mixed 70 experimental trials and 30 vertical-control trials. In three of these blocs, the target, when not on the vertical meridian, appeared in the left hemifield, and in the three other blocs the target appeared in the right hemifield. The order of the right- and left-target blocks was counterbalanced across participants. All conditions were equally represented in each block, and they were presented in a random order.

Results

Data were excluded if they did not meet the above selection criteria (see General Methods). These corresponded to 22% of the total number of trials across participants.

Vertical Control Conditions. In Figure 6, we plotted the distributions of horizontal landing positions in the two, vertical-blocked and vertical-mixed, control conditions as well as in the experimental condition for right targets presented at eccentricities of 2° and 4°. For comparison, the same distributions obtained in Experiment 1 were re-plotted here. First, it must be noted that the vertical saccades in both vertical control conditions landed very near the vertical meridian. In the vertical-blocked control condition, thus when the target was always displayed on the vertical meridian during a block, accuracy was maximal. All distributions for stimulus eccentricities of 2° were centered on the vertical meridian and spread symmetrically around this axis; distributions associated with more eccentric, 4-degree targets also suggested remarkable accuracy, though tending to be slightly asymmetrical and biased towards the right hemifield. As summarized in Table 3, horizontal landing position errors increased on average from about 0° in 1- and 2-degree eccentricities to about 0.10° in 4-degree eccentricity cases ($F(2,18) = 24.30$, $p < .0005$). Since this control condition was run

first in the absence of experimental trials, the bias most likely reflected low-level mechanisms, rather than high-level expectancy-type processes. Thus, as a first conclusion, pure vertical saccades, at least when directed to targets displayed at 2° and 4° eccentricities can be made, which clearly shows that our findings in Experiment 1 were not due to vertical saccades being overall inaccurate nor inaccuracies of the eye-tracker.

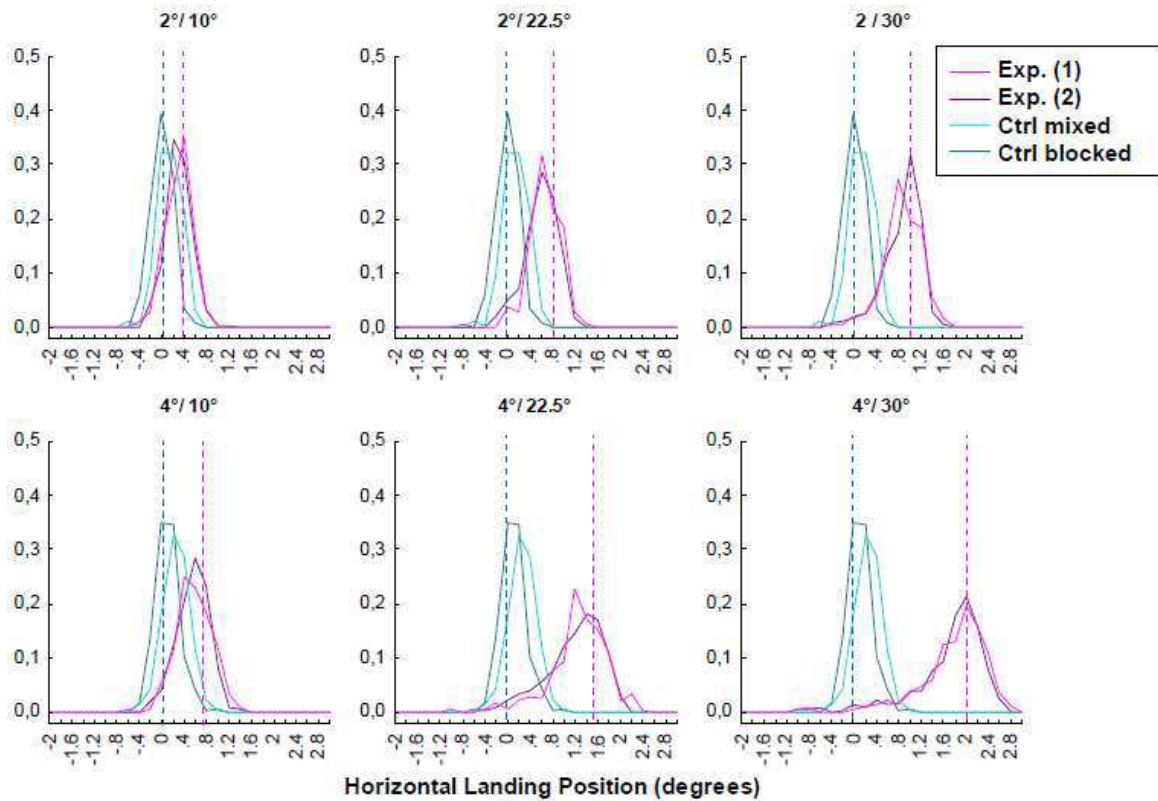


Figure 6. Distributions of horizontal landing positions in the experimental conditions of Experiments 1 (pink) and 2 (purple) and the two vertical, no-distractor control conditions of Experiment 2 (light blue: vertical-mixed controls; deep blue: vertical-blocked controls), for stimulus eccentricities of 2 and 4° (upper and lower panels) and target angles of 10, 22.5 and 30° in the experimental condition. Only right-target trials are shown here.

The second main finding which emerges from inspection of the graphs plotted in Figure 6 is the systematic, though relatively small, rightward shift of the distributions for vertical-mixed compared to vertical-blocked control trials. This indicates that when vertical-saccade trials were mixed with a majority of trials where the target was displayed in the right hemifield, vertical saccades were deviated towards the right hemifield and their accuracy in the horizontal dimension was reduced; note that the reverse tended to be true on left-target

blocks only for 4-degree targets. As shown in Table 3, mean landing positions were all slightly right of the vertical meridian even in left-target blocks, but the deviation was less pronounced than in right-target blocks. Both the effects of target eccentricity and target side were significant ($F(2,18) = 6.54$, $p < .01$, $F(1,9) = 5.56$, $p < .05$) as well as the interaction ($F(2,18) = 8.76$, $p < .005$); the effect of target side was significant only in the 4° eccentricity condition ($F(1,9) = 16.40$, $p < .005$; other F 's ≤ 1.63). Paired-sample t-tests between the two vertical control conditions confirmed that landing position errors on vertical-control trials in right-target blocks significantly differed from their corresponding vertical-blocked controls (t 's ≥ 2.41), while vertical-control trials in left-target blocks showed no difference (t 's ≤ 1.67). Thus, the slight bias to the right already present in the vertical-blocked condition was reinforced in right-target blocks, but it was not completely compensated for in left-target blocks.

	Vertical-Blocked	Vertical-Mixed		Experimental Angle 10°		Experimental Angle 22.5°		Experimental Angle 30°	
Eccentricity		Left	Right	Left	Right	Left	Right	Left	Right
1°	-0,03	0,05	0,09					-0,19	-0,06
2°	0,01	0,05	0,12	-0,25	-0,06	-0,38	-0,19	-0,36	-0,17
4°	0,11	0,07	0,26	-0,46	-0,15	-0,75	-0,36	-0,65	-0,32

Table 3. Mean horizontal landing position error (in degrees) in the two vertical-control and the experimental conditions of Experiment 2 as a function of target eccentricity and target side, and for the different target angles in the experimental condition.

Note that the observed trends were unlikely due to differences in saccade latencies (see Table 4). In both vertical control conditions, latencies were on average longer for targets presented at an eccentricity of 1° than for more peripheral targets ($F(2,18) = 8.76$, $p < .005$; $F(2,18) = 8.76$, $p < .005$), but importantly they did not vary with target side ($F(1,9) = 1.35$) in the vertical-mixed control condition. Furthermore, paired-sampled t-tests revealed no significant difference between vertical-blocked (mean = 175 ms) and vertical-mixed control conditions (means: 175 vs. and 178 ms; all t 's ≤ 1.91).

	Vertical-Blocked	Vertical-Mixed		Experimental Angle 10°		Experimental Angle 22.5°		Experimental Angle 30°	
Eccentricity		Left	Right	Left	Right	Left	Right	Left	Right
1°	184,54	192,57	185,95					190,21	186,06
2°	168,93	173,14	169,09	165,38	164,72	172,29	168,71	174,65	172,52
4°	172,94	171,83	172,92	168,53	165,87	172,85	171,75	172,14	173,92

Table 4. Mean Saccade latency (ms) in the two vertical-control and the experimental conditions of Experiment 2 as a function of target eccentricity and target side, and for the different target angles in the experimental condition.

Experimental Condition. As can be seen in Figure 6, the distributions obtained in the experimental conditions of Experiments 1 and 2 respectively were almost indistinguishable, thus showing the stability of the above data pattern, and hence the likely low-level basis of the underlying mechanisms. An analysis of variance conducted on the mean horizontal landing position errors in the present experimental condition (across 2 and 4° eccentricities) revealed as for Experiment 1, significant effects of target angle ($F(2,18) = 20.89$; $p < .0005$), stimulus eccentricity ($F(1,9) = 37.43$; $p < .0005$), target side ($F(1,9) = 12.24$; $p < .01$), as well as a significant interaction between angle and eccentricity ($F(2,18) = 6.64$, $p < .01$). In addition, note that saccade latencies were of the same order as in Experiment 1, and were again longer when the target was displayed at an eccentricity of 1° (188 ms) compared to when it was more peripheral (see Table 4). There was also a tendency for saccade latencies to be shorter at smaller target angles in both 2° and 4° eccentricities ($F(2,18) = 20.08$, $p < .0001$; other F 's $\leq .90$).

Finally, note that even if vertical saccades were biased towards the target hemifield on mixed-control blocks, the deviation still remained too small for the corresponding distribution to match that in the experimental condition (see also Table 3). As revealed by paired-sample t-tests, each experimental condition, differed from its corresponding vertical-mixed control condition at least at the .05 level (all t 's ≥ 5.83). Still, saccade latency was quite comparable across the two conditions (see Table 4); all paired-sampled t-tests were non significant (t 's < 2.22), except for the 2-degree eccentricity combined with a 20-degree target angle (t 's > 2.32).

Discussion

In sum, vertical saccades tended to be slightly biased towards the most likely target hemifield. As suggested by prior research, this was very likely the result of preparatory activity that is an early enhancement of neural activity in the corresponding hemifield (Dorris et al., 2007). When combined with the visual signal(s) associated with the target (and the distractor), this pulled the eyes away from the vertical meridian, and hence reduced pure saccade averaging in two-stimulus cases. Thus, to get a purer estimate of the deviation induced by a contralateral distractor, the deviation observed in the experimental condition would need to be corrected based on the difference between vertical-mixed and vertical-blocked control conditions. However, given the rather small bias, this would certainly not suffice to bring saccadic endpoints back to the vertical meridian, and there might therefore be other causes for the modest global effect observed in predictable target cases as in Experiments 1 and 2. These are most likely related to the size and the orientation of the receptive fields of neurons in the SC, which only slightly cross the vertical meridian (Goldberg & Wurtz, 1972a).

EXPERIMENT 3

=====

The data of Experiment 2 showed that vertical saccades tended to be slightly biased towards the likely target hemifield, thus suggesting that saccade averaging across left and right hemifields was slightly underestimated in Experiment 1. However, the bias was too small to account for the modest global effect and the fact that it was very much reduced compared to that reported by Ottes et al. (1985) across the horizontal meridian. Here, we investigated whether the discrepancy between the findings was the effect of fundamental

differences between spatial integration across vertical and horizontal meridians respectively and/or the consequence of different levels of uncertainty associated with the target hemifield.

On each trial in vertical and horizontal blocks respectively, the saccade target was displayed in one given hemifield (left/upper or right/lower) and with or without a distractor at the mirror symmetric location in the opposite hemifield (see Figure 1). In the predictable target-hemifield condition, the target always appeared in the same hemifield within a block of trials, exactly as in Experiment 1, while in the non-predictable condition, the target was equally likely to appear in the left/upper or the right/lower hemifield within a block of trials. Only two stimulus eccentricities (2 and 4°) and two separation angles between distractor and target (30 and 50°, which corresponded to 15- and 25-degree target angles) were tested; selected angles were below the maximum-threshold separation angle for a global effect, i.e. 60° as estimated in Experiment 1. As in Experiment 1, control trials matched the different experimental conditions; on these, the target appeared at the same eccentricity and angle as on corresponding experimental trials, but without a distractor.

Methods

There were six independent variables: (1) direction (vertical vs. horizontal), (2) target-hemifield predictability (maximal or minimal), (3) condition (experimental vs. control), (4) stimulus eccentricity (2 vs. 4°), (5) target hemifield (left vs. right or upper vs. lower) and (6) target angle (15 vs. 25°). Direction and predictability were manipulated in a blocked manner, while target hemifield was blocked in predictable blocks and mixed in non-predictable blocks; other variables were equally mixed within blocks of trials. Each participant ran a total of 2624 trials, divided into 22 blocks, with half in the vertical condition and half in the horizontal condition. For each direction, there were five blocs of 128 trials where target predictability was minimal and six blocs of 112 trials where target predictability was maximal (three with a

target in the left/upper visual field and three with a target in the right/lower visual field), meaning that there were 40 and 42 repetitions of each factor level respectively. The order of vertical and horizontal conditions was counterbalanced across participants and within each set of vertical and horizontal blocks respectively, predictable blocks were always run first, starting either with left/upper or right/lower hemifield blocks depending on participants. All other conditions were presented in a random order within each block.

To measure the global effect, we tested the influence of the distractor on the horizontal landing position of the initial saccade in the vertical condition, and the vertical landing position in the horizontal condition. Thus, two separate analyses of variances were conducted for vertical and horizontal presentation conditions respectively, using a within-participant design with five independent variables (Variables 2-6 above).

Results

Data were excluded if they did not meet the above selection criteria (see General Methods); these amounted to 29% of the total number of trials across participants.

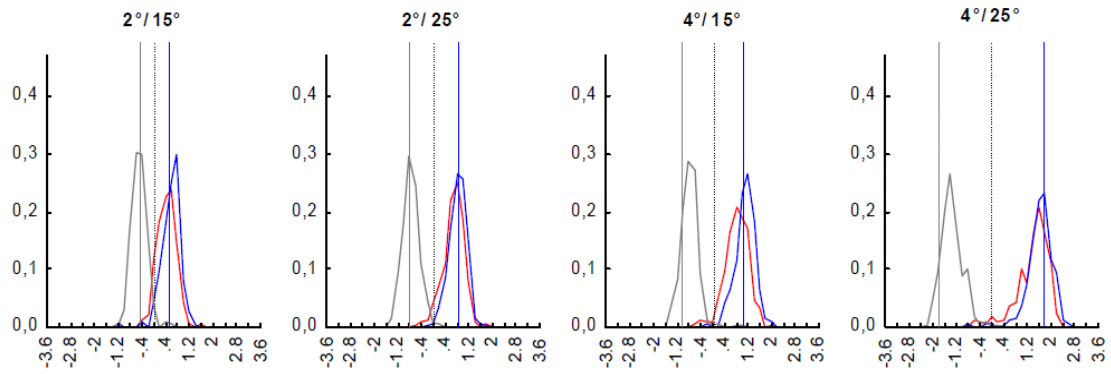
Saccade Metrics. In Figure 7, a sample of the *distributions of horizontal and vertical landing positions* in vertical and horizontal conditions respectively were plotted for experimental against distractor- and target-control trials. The distributions associated with target-control trials (blue) were centered on target in most conditions, thus showing that saccades to a single target, in the right or the lower hemifield as in the example, were relatively accurate. Saccades to single targets in the left or the upper hemifield as revealed by the grey distributions which corresponded here to distractor-control trials, were slightly less accurate, being overall biased towards the vertical and the horizontal meridian respectively.

More importantly, the distributions associated with experimental trials largely overlapped with the target-control distributions in predictable cases, thus when the target

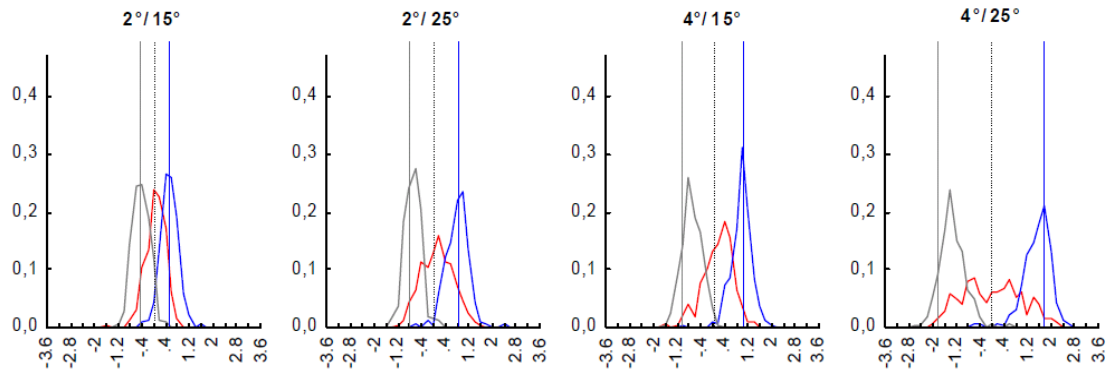
always appeared in the same hemifield. In horizontal cases, the overlap was particularly large; in vertical cases, the experimental distributions more clearly departed, though modestly, from the target-control distributions. In both cases, the shift remained greater for smaller target angles (15° compared to 25°) and larger eccentricities (4° compared to 2°), and for vertical cases, it was of about the same extent as for 10- and 22.5-degree angles in Experiment 1. The data obtained in non-predictable cases yielded a much clearer global effect. Irrespective of stimulus eccentricity and target angle, the experimental distributions of the vertical-presentation condition peaked at, or near the vertical meridian, but unlike the distributions in predictable cases, they showed a much larger spread than the corresponding control distributions, particularly at the larger tested angle (25°) where they encompassed distractor and target locations. In the horizontal condition, the pattern was quite similar, although the larger distributions obtained for targets presented at eccentricities of 2 and 4° on the 25-degree axis, were not centered on the midline, but biased towards the distractor.

Vertical Direction

Predictable



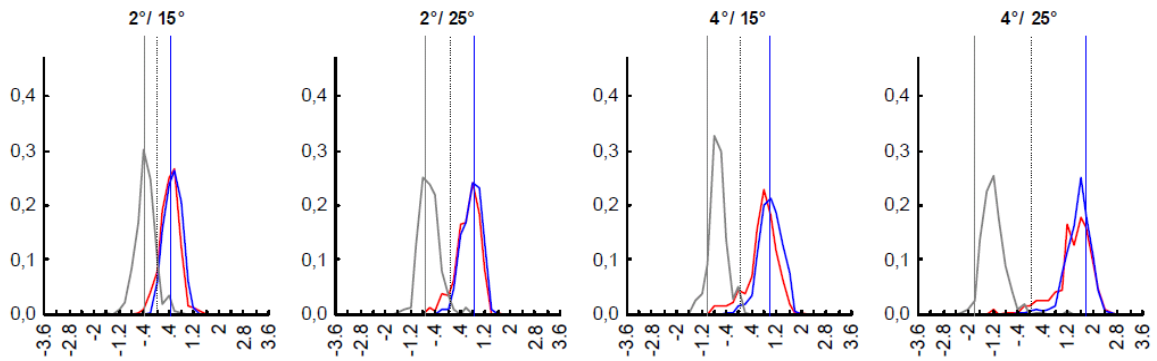
Non-Predictable



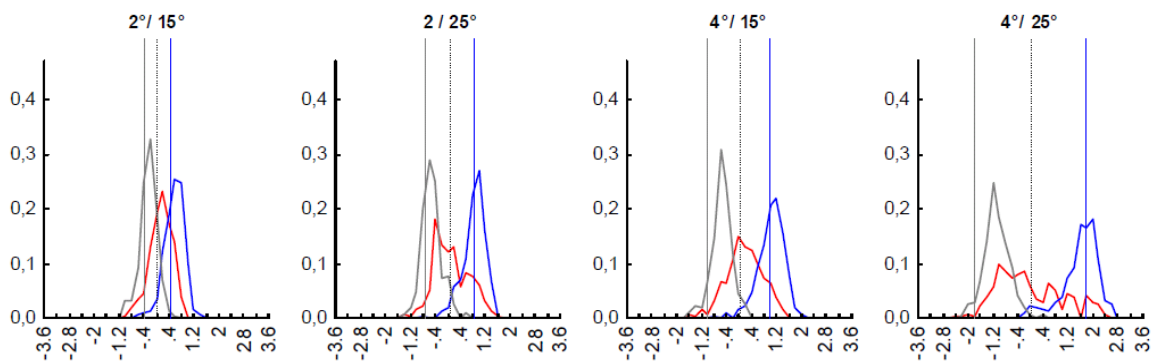
Horizontal Landing Position (degrees)

Horizontal Direction

Predictable



Non-Predictable



Vertical Landing Position (degrees)

Figure 7 (on left page). Distributions of horizontal and vertical landing positions (in degrees) in the experimental (red) vs. the target- (blue) and distractor-control trials (grey) of the vertical and the horizontal conditions (upper and lower panels) respectively of Experiment 3, separately for the different target eccentricities and target angles (columns) and the two level of target predictability (rows). Only right- and down-target cases respectively are shown here, but note that a similar pattern was found with left- and up-targets respectively, although the global effect remained slightly greater for targets in the lower hemifield.

In Figure 8, the *mean of the horizontal and vertical landing position errors* in the vertical and the horizontal conditions respectively were plotted as a function of target angle and condition (experimental vs. target-control), for both levels of predictability, but across target hemifields. When the eyes did not land precisely on target, they were deviated on average towards the vertical or the horizontal meridian depending on the tested direction. The deviation was still larger at greater target angles ($\underline{F}(1,7) = 74.52$, $p < .0005$ and $\underline{F}(1,7) = 72.25$, $p < .0005$ respectively), greater eccentricities ($\underline{F}(1,7) = 135.85$, $p < .0005$ and $\underline{F}(1,7) = 147.29$, $p < .0005$), and in non-predictable cases ($\underline{F}(1,7) = 331.58$, $p < .0005$ and $\underline{F}(1,7) = 68.74$, $p < .0005$). The effect of target angle was accentuated for more eccentric targets (angle x eccentricity: $\underline{F}(1,7) = 19.87$, $p < .005$; $\underline{F}(1,7) = 19.68$, $p < .005$), and the effect of predictability was greater at larger target angles and eccentricities ($F's \geq 70.07$; $F's \geq 67.76$), although this mainly came from data in the experimental condition. Indeed, saccade accuracy was reduced in the experimental compared to the target-control condition ($\underline{F}(1,7) = 1058.00$, $p < .0005$ and $\underline{F}(1,7) = 342.62$, $p < .0005$ respectively), and to greater extents in non-predictable cases and larger target angles and eccentricities, as attested by significant interactions between condition and predictability, condition and angle, and condition and eccentricity, as well as significant 3- and 4-way interactions involving these factors ($F's \geq 14.58$ and $F's \geq 26.39$); only the interaction between condition, angle and eccentricity remained non significant in horizontal cases ($\underline{F}(1,7) = 1.79$).

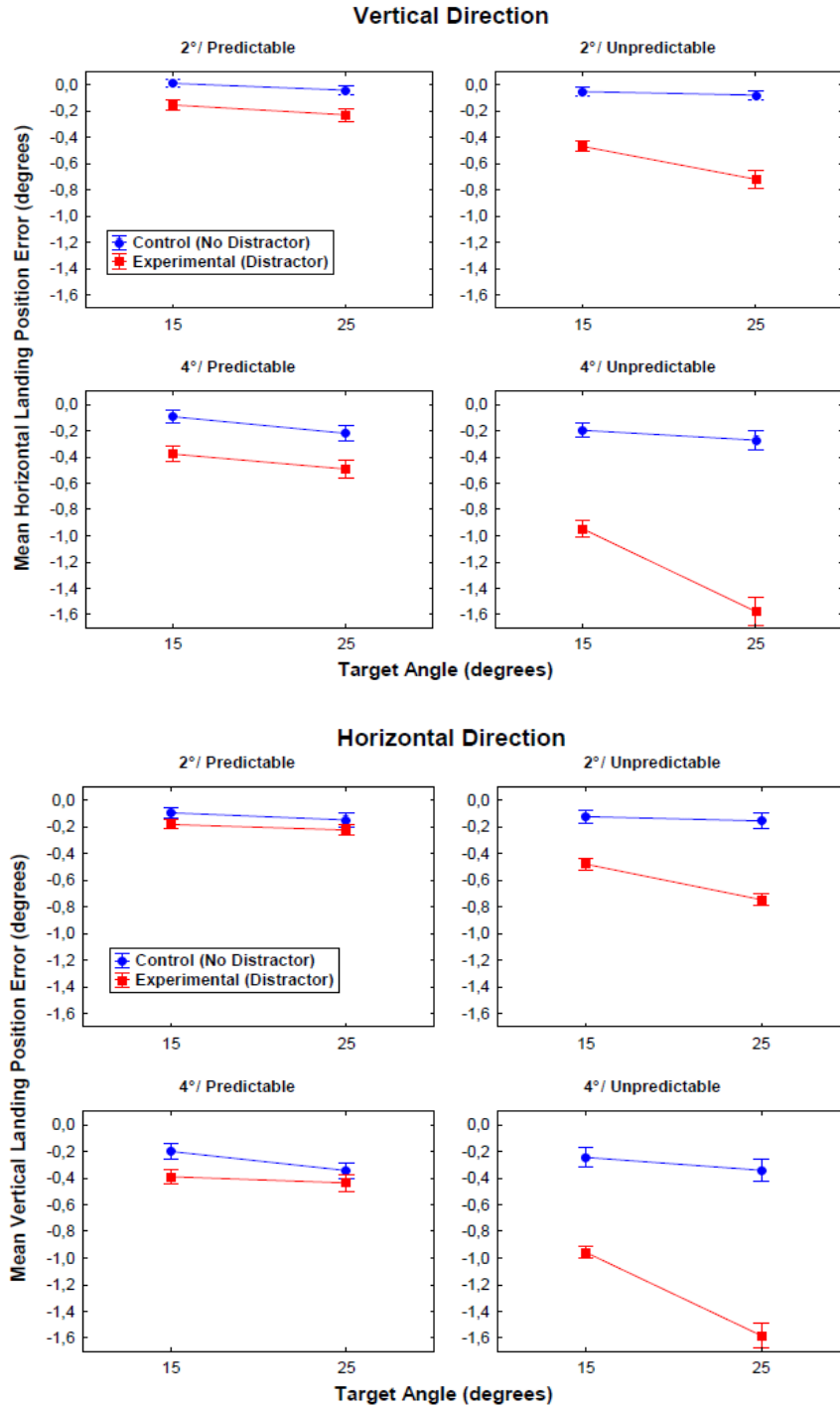


Figure 8. Mean horizontal and vertical landing position error (in degrees) in the experimental and the target-control trials of the vertical and the horizontal conditions (upper and lower panels) respectively of Experiment 3, as a function of target angle, and for both target eccentricities and predictability levels. A value of zero indicated maximal accuracy; negative values indicated deviations towards the vertical and the horizontal meridian respectively, and positive values corresponded to deviations away from both the meridian and the target.

As expected from the above estimation of the maximum-threshold separation angle for a global effect (see Experiment 1), planned comparisons conducted across target eccentricities and target side indicated that the effect of condition was significant for each combination of

target angle and predictability in the vertical condition (F 's ≥ 75.92); the same was true in the horizontal condition (F 's ≥ 7.78). Post-hoc tests still suggested a distinction between both orientations. In the vertical condition, differences between the experimental and the control conditions were significant for all combinations of predictability, angle and eccentricity (p 's $< .005$), while the same differences in predictable cases of the horizontal condition were significant only for 4-, but not 2-degree eccentricities in both 15- and 25-degree angles ($p = .001$, $p = .05$, $p = .07$, $p = .12$, respectively); all differences in non-predictable cases were significant (p 's $< .0005$). On the other hand, post-hoc tests indicated that irrespective of the tested direction, the difference between predictable and unpredictable cases was significant for all target angles and eccentricities in the experimental condition (p 's $< .0005$), while it was non significant in the control condition except for targets presented at an eccentricity of 4° and an angle of 15° in the vertical condition ($p = .007$; other p 's $> .07$).

Note that there was in addition an overall tendency though only marginally significant, for saccades in the vertical condition to land slightly closer to right- compared to left targets ($\underline{F}(1,7) = 3.81$, $p < .10$), and for downward saccades in the horizontal condition to be slightly more accurate than upward saccades ($\underline{F}(1,7) = 13.57$, $p < .01$; see Table 5). This bias was of about the same extent in control and experimental trials of the vertical condition as confirmed by the non-significant interaction between target hemifield and condition ($\underline{F}(1,7) = 1.04$); in the horizontal condition, the bias remained in the control condition, but tended to be not as clear in the experimental condition ($\underline{F}(1,7) = 18.74$, $p < .005$). Several other interactions involving target hemifield were significant, but for the clarity of presentation, they are not reported here.

(a)	Eccentricity 2°							
	Predictable				Unpredictable			
	Control		Experimental		Control		Experimental	
	Left	Right	Left	Right	Left	Right	Left	Right
Angle								
7.5°	-0,04	0,06	-0,21	-0,10	-0,10	0,00	-0,47	-0,46
12.5°	-0,08	0,00	-0,32	-0,14	-0,14	-0,02	-0,74	-0,70
	Eccentricity 4°							
	Predictable				Unpredictable			
	Control		Experimental		Control		Experimental	
	Left	Right	Left	Right	Left	Right	Left	Right
Angle								
7.5°	-0,26	0,07	-0,54	-0,22	-0,33	-0,06	-1,04	-0,85
12.5°	-0,36	-0,08	-0,66	-0,33	-0,38	-0,16	-1,47	-1,68
(b)	Eccentricity 2°							
	Predictable				Unpredictable			
	Control		Experimental		Control		Experimental	
	Left	Right	Left	Right	Left	Right	Left	Right
Angle								
7.5°	-0,01	-0,18	-0,11	-0,25	0,03	-0,28	-0,39	-0,86
12.5°	-0,06	-0,24	-0,18	-0,26	0,01	-0,32	-0,72	-1,74
	Eccentricity 4°							
	Predictable				Unpredictable			
	Control		Experimental		Control		Experimental	
	Left	Right	Left	Right	Left	Right	Left	Right
Angle								
7.5°	-0,04	-0,36	-0,33	-0,45	0,00	-0,49	-0,57	-1,05
12.5°	-0,17	-0,52	-0,34	-0,53	-0,09	-0,60	-0,77	-1,43

Table 5. Mean horizontal and vertical landing position error in the vertical (a) and the horizontal (b) conditions respectively of Experiment 3 for target-control vs. experimental trials as a function of target angle, predictability, eccentricity and hemifield. A value of zero indicated maximal accuracy; negative values indicated deviations towards the vertical and the horizontal meridian respectively and positive values indicated deviations away from both the meridian and the target.

The *Global Effect Percentage* was calculated in the different conditions. As shown in Figure 9, GEP values were relatively high when the target hemifield was predictable; in the vertical condition, they varied between 85 and 90% for target angles of 15 and 25°, being only slightly higher than in Experiment 1, and in the horizontal condition, they varied between 90 and 95%. Thus, there was little saccade averaging and particularly in the horizontal condition. In contrast, when the target was equally likely to appear in both hemifields, GEP values were of the order of 50% irrespective of target angle and eccentricity in both the vertical and the horizontal condition. Thus, on average the eyes landed exactly midway between where they landed when a single target was displayed at the distractor and the target location respectively, but recall that the spread of the distributions was rather large in non-predictable cases. Both the effect of predictability and the interaction between predictability and angle were

significant in the vertical ($F(1,7) = 197.25$, $p < .0005$ and $F(1,7) = 6.65$, $p < .05$ respectively) and the horizontal conditions ($F(1,7) = 345.81$, $p < .0005$ and $F(1,7) = 14.01$, $p < .01$ respectively). As suggested by planned comparisons, the latter interaction came from the effect of target angle being significant in predictable cases only (vertical: $F(1,7) = 11.16$, $p < .01$; horizontal: $F(1,7) = 10.23$, $p < .01$; other F 's $\leq .28$). In horizontal cases, there was in addition a significant effect of target hemifield ($F(1,7) = 17.57$, $p < .005$), which derived from the differential effects of target hemifield on landing positions in the control and the experimental conditions particularly in predictable cases (see above); the interaction between target hemifield and target eccentricity was also significant ($F(1,7) = 7.22$, $p < .05$).

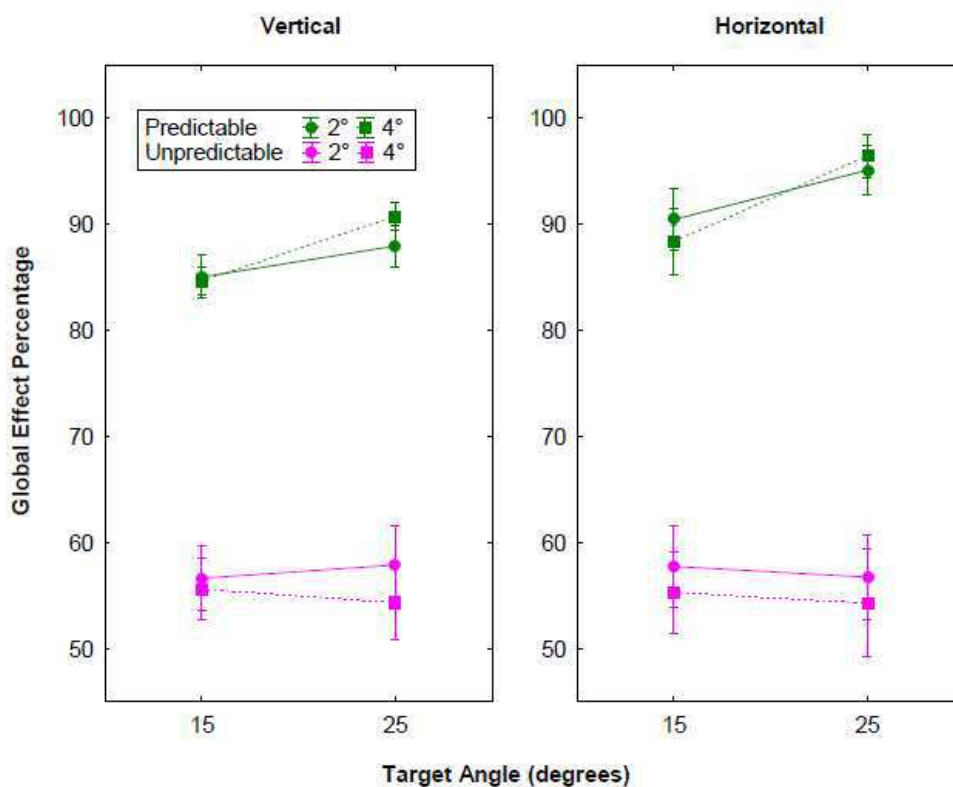


Figure 9. Global Effect percentage (GEP) as a function of target angle, target eccentricity and predictability in the vertical (left panel) and the horizontal conditions (right panel) of Experiment 3

Finally, as can be seen in Table 6, the distractor deviated the eyes only in the direction that was perpendicular to the tested direction. The mean horizontal landing position error in the horizontal condition remained rather small ($< 0.5^\circ$), and no different between the

experimental and the control conditions ($F(1,7) = 1.50$); it only varied with target eccentricity ($F(1,7) = 30.78$, $p < .001$). The same was true for the vertical landing position error in the vertical condition ($< 0.6^\circ$; $F(1,7) = 1.17$; $F(1,7) = 19.75$, $p < .005$), except that in this case, there was also a significant interaction between condition and target hemifield ($F(1,7) = 10.80$, $p < .01$); the very small difference between the experimental and the control condition was in the opposite direction for left and right targets (0.07 vs. -0.03° respectively).

(a)	Eccentricity 2°				Eccentricity 4°			
	Predictable		Unpredictable		Predictable		Unpredictable	
	Control	Experimental	Control	Experimental	Control	Experimental	Control	Experimental
Angle								
7.5°	-0,20	-0,21	-0,20	-0,23	-0,51	-0,51	-0,57	-0,54
12.5°	-0,16	-0,22	-0,21	-0,20	-0,48	-0,53	-0,49	-0,50
(b)	Eccentricity 2°				Eccentricity 4°			
	Predictable		Unpredictable		Predictable		Unpredictable	
	Control	Experimental	Control	Experimental	Control	Experimental	Control	Experimental
Angle								
7.5°	-0,17	-0,17	-0,16	-0,14	-0,40	-0,40	-0,33	-0,34
12.5°	-0,17	-0,19	-0,16	-0,22	-0,37	-0,42	-0,34	-0,40

Table 6. Mean vertical and horizontal landing position error in the vertical (a) and the horizontal (b) conditions respectively of Experiment 3 for target-control vs. experimental trials as a function of target angle, predictability, eccentricity, but across target hemifields. A value of zero indicated maximal accuracy; negative and positive values indicated that the eyes respectively undershot and overshot the target.

Saccade Latency. As shown in Table 7, saccade latencies were overall rather short and quite comparable across vertical and horizontal conditions (166 ms on average in both conditions). In the vertical condition, saccade latency was slightly longer for 2- compared to 4-degree target eccentricities (169 vs. 163 ms; $F(1,7) = 6.84$, $p < .05$), and this a bit more for larger target angles (eccentricity x angle: $F(1,7) = 6.72$, $p < .05$). Importantly, there was no distractor effect ($F(1,7) = .08$), and the significant interactions between condition and predictability ($F(1,7) = 8.58$, $p < .025$), and condition and angle ($F(1,7) = 13.46$, $p < .01$), revealed no major trend; the distractor effect, which was no greater than 3 ms reversed between predictable and unpredictable cases and between 15 and 25-degree angles.

(a)	Eccentricity 2°							
	Predictable				Unpredictable			
	Control		Experimental		Control		Experimental	
	Left	Right	Left	Right	Left	Right	Left	Right
Angle								
7.5°	170	165	169	168	170	168	168	164
12.5°	170	169	175	171	171	166	173	171
	Eccentricity 4°							
	Predictable				Unpredictable			
	Control		Experimental		Control		Experimental	
	Left	Right	Left	Right	Left	Right	Left	Right
Angle								
7.5°	165	160	160	162	166	166	158	160
12.5°	163	159	161	162	163	166	163	166
(b)	Eccentricity 2°							
	Predictable				Unpredictable			
	Control		Experimental		Control		Experimental	
	Left	Right	Left	Right	Left	Right	Left	Right
Angle								
7.5°	167	162	166	164	170	166	167	167
12.5°	167	161	172	170	175	169	174	177
	Eccentricity 4°							
	Predictable				Unpredictable			
	Control		Experimental		Control		Experimental	
	Left	Right	Left	Right	Left	Right	Left	Right
Angle								
7.5°	162	156	165	165	164	162	161	162
12.5°	165	156	166	160	173	163	172	170

Table 7. Mean saccade latency (in ms) in the vertical (a) and the horizontal conditions (b) respectively of Experiment 3 for target-control and experimental trials, as a function of target angle, predictability, eccentricity and hemifield.

In the horizontal condition, there was again no distractor effect ($F(1,7) = 4.01$, $p < .08$), and the significant interactions between condition and angle ($F(1,7) = 8.78$, $p < .05$), condition and target hemifield ($F(1,7) = 9.79$, $p < .05$), and condition, angle, eccentricity and predictability ($F(1,7) = 13.27$, $p < .01$) again revealed rather tiny and not completely consistent variations of the distractor effect across the different conditions (< 3 ms). On the other hand, saccade latency was slightly longer for less eccentric targets (168 vs. 164 ms; $F(1,7) = 13.48$, $p < .01$), larger target angles (168 vs. 164 ms; $F(1,7) = 23.85$, $p < .005$), downward compared to upward targets (168 vs. 165 ms; $F(1,7) = 5.68$, $p < .05$), and unpredictable compared to predictable targets (168 vs. 164 ms; $F(1,7) = 12.10$, $p < .01$). As suggested by significant interactions between angle and predictability ($F(1,7) = 37.79$, $p < .0005$), angle and hemifield ($F(1,7) = 14.69$, $p < .01$) and angle, hemifield and eccentricity

($F(1,7) = 12.70$, $p < .01$), the effect of target angle was clearer in unpredictable cases and in the lower visual field. Thus, despite a number of significant effects and interactions, saccade latency remained relatively stable across the different stimulus configurations in both vertical and horizontal orientations.

Discussion

The present study first confirmed that when the saccade target is always displayed in the same hemifield within a block of trials, a contralateral distractor displayed at the mirror symmetric location induces only mild deviations of saccadic endpoints. The separation angle between distractor and target (30 or 50°) was below the maximum-threshold separation angle for a global effect across the vertical meridian, i.e. 60° as estimated above, but as in Experiment 1, the eyes landed on average no further than in between the target location and the vertical meridian, and almost never on the vertical meridian. The new finding was that similar limitations applied to mirror symmetric stimulation around the horizontal meridian, which yielded again a rather small global effect in predictable cases. The observed deviation was in fact even smaller than for the vertical direction, which suggested that saccade averaging across upper and lower visual hemifields may be less than across left and right hemifields. Given the tested range of separation angles (30-50°), results suggested an estimate of the maximum-threshold separation angle across the horizontal meridian no greater than 50° or even less.

These findings in the horizontal condition contrasted with those reported by Ottes et al. (1985), which not only suggested a larger threshold for the global effect (about 60°; but see Walker et al., 1997), but also revealed a greater proportion of saccades landing near the horizontal meridian, thus exactly between distractor and target stimuli. One very likely explanation for the discrepancy relies on the fact that in this condition of our study saccade

direction (up vs. down) was blocked and hence predictable (see also Walker et al., 1997), while it was randomly mixed within blocks of trials in Ottes et al.'s (1985) experiment. Indeed, another critical finding of the present study was the emergence of very clear centre-of-gravity trends with the same vertical and horizontal set-ups, but in conditions where the target was equally likely to appear in left/up and right/down hemifields within a block of trials. In vertical and to a lesser extent horizontal cases, the eyes often landed on and near the midline, thus almost exactly midway between where they landed when only the target or the distractor were displayed. Still, on quite a few other instances, the eyes landed at the target or the distractor location, as indicated by the much larger spread of the distribution. Thus, unlike the modest global effect observed in predictable cases which expressed in a slight shift of the control distribution of landing positions towards the vertical/horizontal meridian, the effect in non-predictable cases was characterized by a larger spread and a distortion of the control distribution, exactly as in Ottes et al.'s (1985) original study. Recall in addition, that only the former decreased with the separation angle between distractor and target, which comforts the idea that the two observed phenomena may be fundamentally different.

He and Kowler (1989) reported findings very similar to the ones we obtained in the non-predictable vertical condition and argued that Ottes et al.'s (1985) findings for the horizontal direction, were not the result of low-level, sensory-motor mechanisms as the authors assumed, but reflected instead high-level plans and visual-search strategies. In a very similar manner, we propose that the global effect observed in mixed blocks was not a case of pure saccade averaging as may be expected from the distributed spatial-coding property of the SC, and that it was more likely a mixture of pure averaging and visual strategies or indecisions. First, the rather large spread of the landing-position distribution in non-predictable hemifield cases could hardly be explained by spatial-integration mechanisms within the collicular map. Indeed, due to these, the two equally active peaks of activity

associated respectively with distractor and target should have reshaped into a single, intermediate peak of about the same extent and which does not encompass distractor and target locations (see van Opstal & van Gisbergen, 1989; see also Edelman & Keller, 1998). A complementary argument comes from inspection of the contribution of each individual to the overall, averaged landing-position distribution in distractor conditions.

As can be seen in Figure 10, the distributions obtained in mixed blocks (or non-predictable cases) was not the concatenation of impulsive individuals making erroneous saccades to the distractor, slower ones moving their eyes precisely to the target, and intermediate ones having their eyes driven to an intermediate location as a result of saccade averaging. Some individuals had a distinct saccade-latency profile, but most individuals still showed a range of landing positions extending from the target to the distractor location irrespective of saccade latency. Thus, the rather large spread of the distributions most likely reflected the fact that participants simply did not know where to send their eyes. On some trials, they probably executed goal-directed saccades to the target or the distractor based on guesses of the likely target location and very likely preparatory activity in one or another hemifield (Dorris, Olivier & Munoz, 2007; Rolfs & Vitu, 2007), and on other trials, they moved their eyes in between the two stimuli in order to better localize the target location. This suggests that indecisions were responsible for erroneous responses towards the distractor as well as a number of center-of-gravity tendencies.

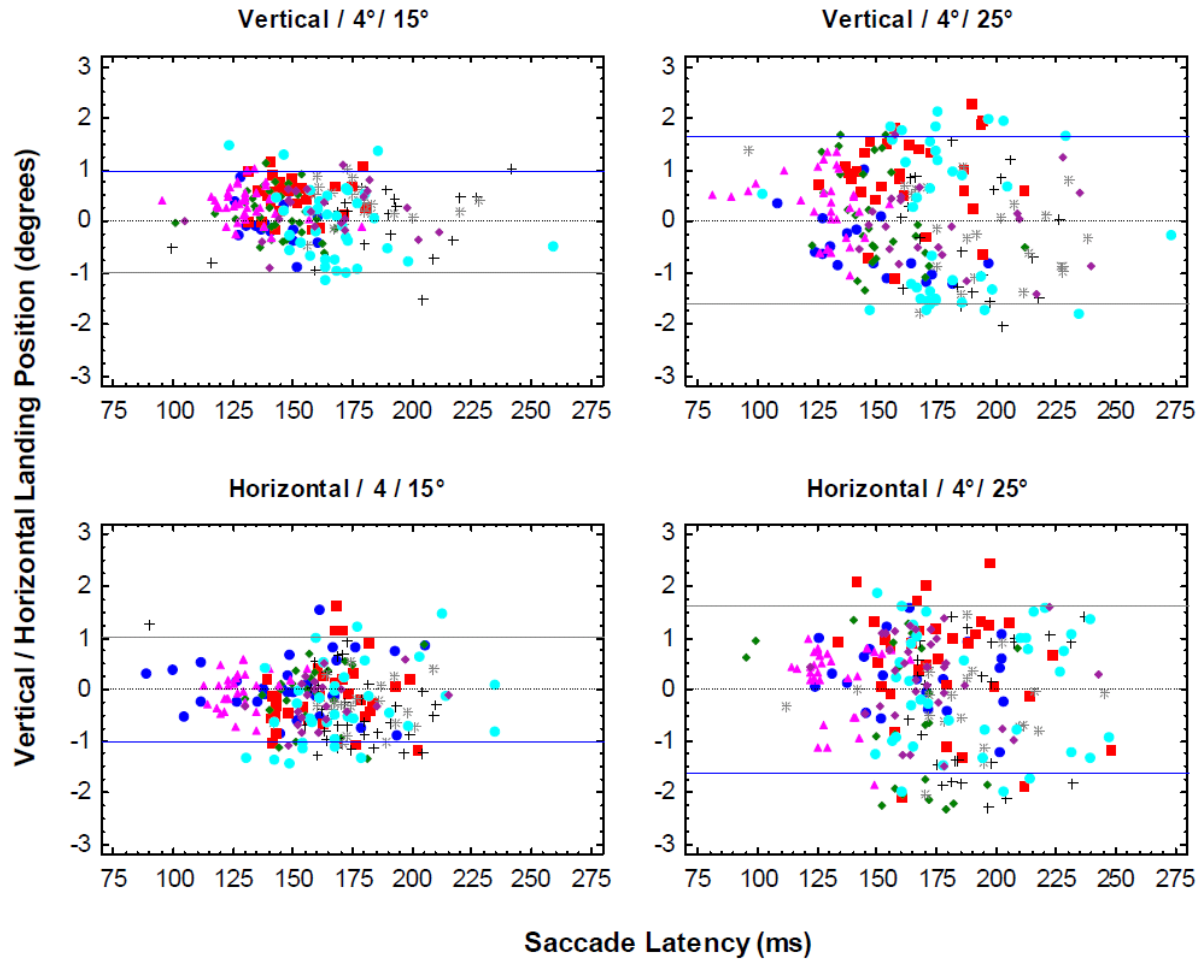


Figure 10. Horizontal and vertical landing positions (in degrees) in vertical- and horizontal- conditions respectively (upper and lower panels) as a function of saccade latency (in ms), for the different participants (represented by eight different colored symbols) in mixed- (non predictable) target hemifields. The blue and the grey horizontal lines represented target and distractor locations, while the black dotted line represented the vertical and the horizontal meridian in vertical and horizontal graphs respectively. Only the data for right and down targets displayed at an eccentricity of 4° and angles of 15 and 25° are represented here.

The data shown in Figure 11 further confirmed this assumption. Here, the horizontal and the vertical landing positions of all individuals' saccades in the vertical and the horizontal conditions respectively were plotted for experimental vs. target-control trials as a function of saccade latency. In blocked, predictable-hemifield cases, the scatter of landing positions in experimental and control trials tended to reduce and converge towards the target location at latencies of 200 ms and above, though more clearly in the vertical than in the horizontal condition. This reproduced the well-known increase of saccade accuracy with saccade latency (Viviani & Swensson, 1982; Coëffé & O'Regan, 1987). In mixed, non-predictable hemifield

cases to the contrary, a similar pattern was present only in control trials. On experimental trials, saccades remained as inaccurate across the whole range of saccade latencies (0-250ms; see also He & Kowler, 1989); note that in Ottes et al.'s data, the global effect reduced only for saccade latencies above 300 ms in one participant and about 250 ms in the other two participants. Since saccade averaging with pairs of visually dissimilar stimuli displayed along the horizontal axis and in the absence of ambiguity regarding distractor and target locations, typically cancels for saccade latencies as short as 200 ms (e.g. Eggert, Sailer, Ditterich & Straube, 2002), the global effect in blocked, predictable-hemifield cases very likely reflected pure averaging. In contrast, the global effect in mixed-, non-predictable hemifield cases most likely reflected other, decisional and/or visual processes, which took longer to resolve.

In conclusion, the global effect may not be one single phenomenon, reflecting only low-level saccade averaging, as initially envisioned by Ottes et al. (1985). In well-controlled conditions where the uncertainty of target direction is minimized and visual strategies are unlikely to intervene, any deviation of the eyes' landing position from the target location reflects spatial-integration processes which arise as a result of the distributed spatial-coding property of the SC. However, in conditions where the direction of the next saccade can hardly be predicted, visual strategies intervene on top of pure saccade averaging, and trigger both erroneous responses to the distractor and center-of-gravity tendencies. Thus, in the particular case where target and distractor stimuli are displayed at mirror symmetric locations in opposite hemifields, saccade averaging remains modest probably because of the size and the orientation of the receptive fields of neurons in the SC, and the global effect observed in those specific instances may be primarily the effect of visual strategies.

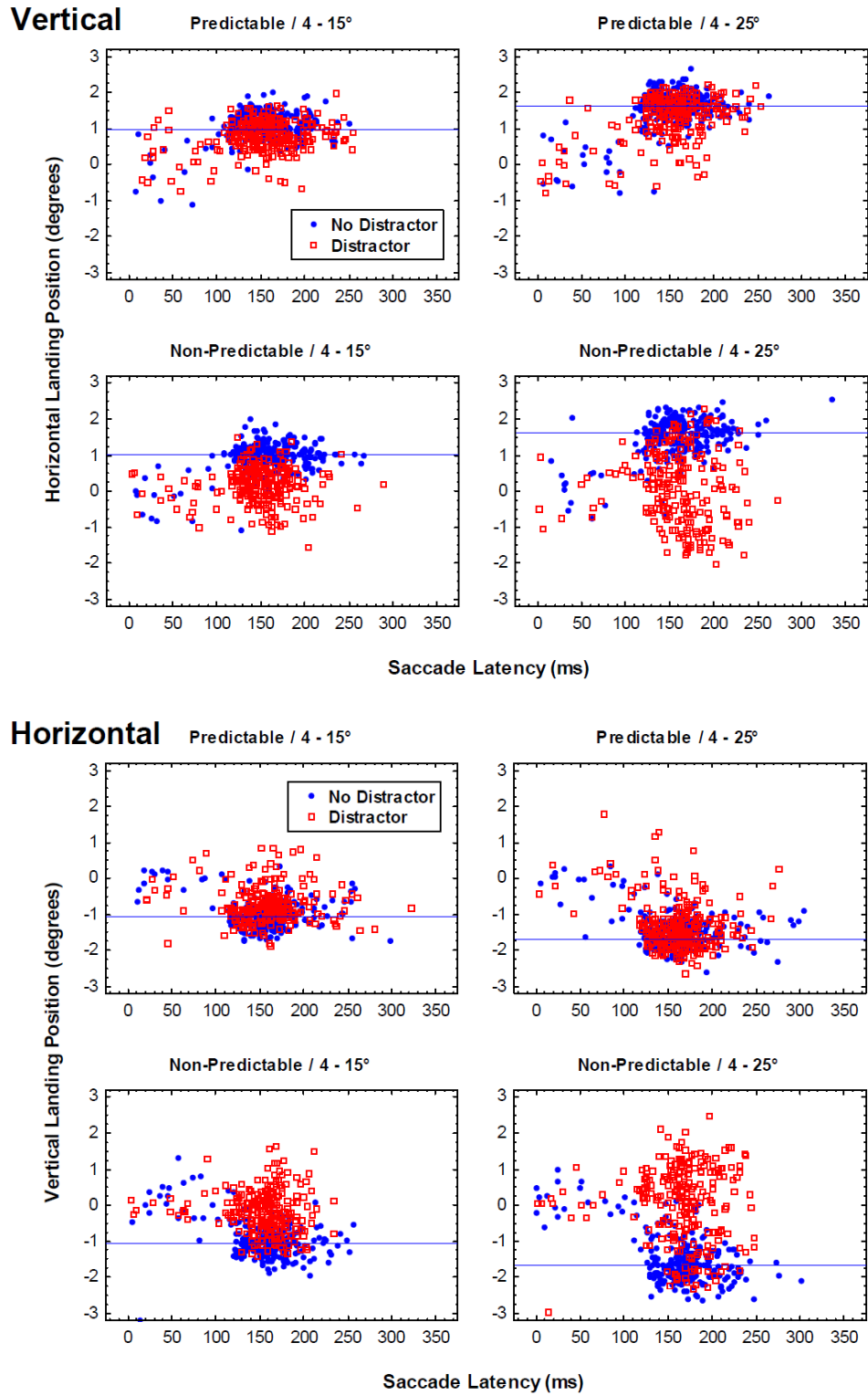


Figure 11. Horizontal and vertical landing positions (in degrees) in vertical- and horizontal- conditions respectively (upper and lower panels) as a function of saccade latency (in ms) for experimental (red) vs. target-control trials and separately for blocked- (predictable) and mixed- (non-predictable) target hemifields. The blue horizontal line represented the target location. Only the data for right- and down-targets displayed at an eccentricity of 4° and target angles of 15 and 25° are presented here.

GENERAL DISCUSSION

The aim of the present studies was to investigate the existence and properties of the global effect across visual hemifields in an attempt to further explore the neural bases of the phenomenon and the possible role of visual strategies. Overall, our results showed that the global effect crosses the vertical as well as the horizontal meridian. However, only a very small part of the effect was attributable to pure saccade averaging, and hence distributed spatial coding in the SC. The greatest eye deviations from the saccade target which resulted from presentation of a distractor at the mirror symmetric location in the opposite hemifield were indeed observed when the uncertainty of target location was maximal, while only minor eye deviations occurred when the target hemifield was held constant within a block of trials. This suggested that in the tested stimulus configurations, visual strategies, and not only low-level spatial-integration mechanisms, were involved in determining saccadic endpoints. In the following sections, we highlight the properties of neurons in the SC which may be responsible for limited saccade averaging across visual hemifields, and we then discuss the possible role of visual strategies, arguing that these form the basis of another, distinct form of global effect.

Mapping neural activity within and across the SC

The SC is classically considered to play a main role in the generation of saccadic eye movements. Given its distributed spatial-coding property it is a privileged locus for the global effect, which, as shown in several previous studies, is likely the result of low-level spatial-integration mechanisms (for review see Findlay & Walker, 1999; Vitu, 2008). As neurons in the superficial and the deeper layers of the SC have large and overlapping receptive/movement fields (Goldberg & Wurtz, 1972a; McIlwain, 1975; Sparks et al., 1976),

the overlapping patterns of neuronal activity that result from the presentation of two distinct though spatially proximal stimuli favor, possibly in conjunction with lateral interactions, the build up of activity near the center of the entire active population (see Edelman & Keller, 1998); this triggers in turn the execution of a saccade of average amplitude and direction (Findlay, 1982; Lee et al., 1988; van Opstal & van Gisbergen, 1989). One primary limiting factor for the emergence of the global effect, called here saccade averaging, is thus the size and the orientation of the neurons' receptive fields and/or the extent and orientation of short-range excitatory connections within the SC. Indeed, these determine the area in space within which two visually distinct stimuli will be treated as one by the SC.

Previous electrophysiological recordings in the cat and in the monkey have revealed that the receptive fields of collicular neurons, which are overall greater in size as they encode for more peripheral locations, tend to be horizontally and vertically elongated near the representation of the horizontal and the vertical meridians respectively (Goldberg & Wurtz, 1972a; McIlwain, 1975). Both types cross the corresponding meridian, which is particularly critical for those neurons which code preferentially for locations near the vertical meridian. Indeed, this means that the representation of visual stimuli near the vertical meridian is shared by the two colliculi, and hence that saccade averaging is in theory also possible with bilateral stimulation. However, this, as well as saccade averaging across the horizontal meridian, would likely extend over smaller regions of space than when stimuli are displayed along the meridians, thus accounting for why previous studies failed to find evidence for saccade averaging across the vertical meridian (He & Kowler, 1989).

Our findings in conditions where the saccade target was always displayed in the same hemifield in a block of trials were in line with these predictions. First, they confirmed the presence of a global effect across both the horizontal and the vertical meridian, but this was very small. Second, as expected under the assumption that the effect resulted from the overlap

between the neurons' receptive fields across either of the meridians, the effect decreased with the separation angle between mirror-symmetric distractor and target stimuli. The maximum-threshold separation angle at which the bilateral global effect cancelled out was estimated to be of about 60° irrespective of the eccentricity of the stimuli. Since the horizontal angular separation between two stimuli displayed on mirror symmetric oblique axes increases with their distance from fixation, similar threshold estimates for different stimulus eccentricities likely came from neurons having larger receptive fields as they encode for more peripheral locations. The additional finding that the global effect percentage (or GEP) for a given stimulus angle was of the same extent, however far away from the initial fixation cross, the stimuli were displayed, was also consistent with this interpretation. For the global effect observed across upper and lower hemifields, statistical tests did not allow us to determine a threshold that was invariant across the two tested eccentricities, but the fact is that the global effect as estimated based on the GEP index reached a maximum ($\sim 100\%$) at a separation angle of 50° , for both 2- and 4-degree eccentricities, thus suggesting a smaller maximum threshold in horizontal compared to vertical cases, but again a larger spatial-integration area further towards the periphery. We have no explanation for the threshold differences between the two tested directions, other than the distorted representation of visual space at the level of the SC (Ottes et al., 1986) which likely implies that neurons encode larger spatial areas in the horizontal as opposed to the vertical dimension. Note that this was unlikely due to lateral interactions within and across the SC. Indeed, given the apparent lack of excitatory connections between the caudal regions of the two colliculi (Munoz & Istvan, 1998; but see Olivier et al., 1998), one would have predicted exactly the opposite of what we observed, that is a superiority of the global effect across the horizontal meridian.

Importantly, the maximum-threshold separation angles for a global effect corresponded to rather small angular distances between the two stimuli, and the ones

estimated in the horizontal condition were actually much smaller than along the horizontal meridian. In a recent study using the same apparatus and set up, we estimated the maximum-threshold distance for a global effect along different axes (Casteau & Vitu; 2009; 2011; in preparation). Using a GEP value of 90% for estimation of the maximum-threshold distance for a global effect (knowing that a GEP value of 100% indicates that the eyes land on target), we found that on average, distractor stimuli displayed at an eccentricity of 4° on the vertical meridian had to be separated from a more eccentric target by 3.4° for the global effect to cancel out, while 2- and 4-degree eccentric distractors had to be respectively 4° and 6.7° away from the target along the horizontal meridian. Using the same 90%-GEP criterion, the maximum-threshold distances as estimated based on the data of Experiment 3, were much smaller at least in horizontal cases; these corresponded to about 1.7° and 3.4° for 2- and 4-degree eccentricities in the vertical condition (separation angle of 50°) and 1.1° and 2.1° for 2- and 4-degree eccentricities in the horizontal condition (separation angle of 30°). The eye deviations that we observed in the horizontal distractor conditions here were also smaller in size than along the horizontal meridian as suggested by our other data. At the smallest tested separation angles between distractor and target (15° ; angular distances of 1.1° and 2.1° for 2- and 4-degree distractor eccentricities respectively in Experiment 3), the eyes landed at a position that was not even midway between the midline and the target location (GEP values of 85% and 89% on average in the vertical and the horizontal conditions). At comparable angular distances (1° and 2° for 2- and 4-degree distractor eccentricities respectively) between distractor and target stimuli displayed along the horizontal meridian, the eyes landed closer to the mid point than to the target (GEP values of 85% and 69% on average along the vertical and the horizontal meridians respectively).

The differences observed across the two studies in terms of maximum-threshold distance and global effect percentages for stimuli displayed across and along the horizontal

meridian most likely reflected the horizontally-elongated shape of the receptive fields of neurons near the representation of the horizontal meridian (see McIlwain, 1975; Goldberg & Wurtz, 1972a). This implies that when the two stimuli are displayed on either side of the horizontal meridian, the amount of overlap between the two populations of neurons which become active following distractor and target onset is less, and saccade averaging less likely and smaller in size, compared to when both stimuli appear on the horizontal meridian. The observed differences may however also indicate that horizontal connections within the motor map are preferentially oriented along the rostro-caudal axis (see Munoz & Istvan, 1998). For the lack of clear differences in terms of threshold and global effect percentage, for the case of stimuli displayed across and along the vertical meridian, these may suggest that the receptive fields of neurons near the representation of the vertical meridian are more rounded in shape, although this is not what prior investigations in the cat and in the monkey suggested (see McIlwain, 1975; Goldberg and Wurtz, 1972a). Still, the fact that the global effect crosses the vertical meridian is consistent with the observation that the receptive fields of neurons near the representation of the vertical meridian code for stimulus locations in both left and right hemifields (see Goldberg and Wurtz, 1972a).

Finally, it is important to note that in both the predictable target-hemifield conditions of the present experiments and our previous studies of the global effect along different target axes (Casteau & Vitu, 2009; 2011; in preparation), the spread of the distributions in the experimental conditions matched that in the corresponding control conditions. This confirms that in both cases, we indeed measured the extent of saccade averaging (see Van Opstal & Van Gisbergen, 1989), and that other processes were involved in the non-predictable target-hemifield conditions of the present study, which yielded much larger distributions in the distractor conditions.

Visual strategies: Another form of global effect

Whether the global effect reflects low-level spatial-integration mechanisms or alternatively results from visual strategies, is an old debate which started in the mid-eighties and was progressively abandoned based on growing neural and behavioral evidence for the former, saccade-averaging account. The general assumption was thus put forth that the global effect is the default response mode of the oculomotor system, which may only be subject to modulations due to higher-level visual, attentional and cognitive processes (Findlay & Walker, 1999; see also Ottes et al., 1985). Consistent with Coëffé and O'Regan's (1987) finding that the predictability of target location only slightly reduces an already massive global effect, this view remained however at odd with the data of He and Kowler (1989), which revealed a global effect only in conditions where the target location was uncertain (see also Watanabe, 2001). Indeed, these data suggested that high-level visuo-motor plans aimed at optimizing visual information intake and/or saccade programming, could as well drive the eyes to the center of gravity of the visual configuration.

Here, we solved the issue by showing first that the discrepancy between these findings in predictable target conditions, likely came from different stimulus configurations being used in the two studies and the neurophysiological limitations of saccade averaging across vertical and horizontal meridians as opposed to along the horizontal meridian as in Coëffé and O'Regan's study (see above). Second, we showed that the uncertainty of target location can lead the eyes to move towards an intermediate location between the stimuli in conditions where saccade averaging per se is minimal, thus suggesting another distinct, strategy-based form of global effect on top of saccade averaging. As suggested by comparison between mixed and blocked target-hemifield conditions, this global effect differed from pure saccade averaging, in three ways. First, it remained unaffected by the separation angle between distractor and target, while saccade averaging did decrease as the separation angle became

greater. Second, it was characterized by a much larger range of landing positions compared to pure saccade averaging; the corresponding landing-position distribution encompassed distractor and target locations, while that observed as a result of saccade averaging was simply the shifted landing-position distribution obtained in no-distractor, control trials (see van Opstal & van Gisbergen 1989). Third, although the two forms of global effect seemed to emerge as early following stimulus onset, the strategy-based global effect was not resolved by the time saccade averaging was resolved (about 200 – 250 ms).

Models of saccade generation account for saccade averaging based on population coding and interactive mechanisms within the motor map of the SC (Findlay & Walker, 1999; Meeter et al., 2010; see also Trappenberg et al., 2001). They also include endogenous modulations of saccadic behavior through cortical projections to the SC, but it is not at all clear how they would account, at least in their current form, for this other, strategy-based form of global effect. In the models, endogenous processes take the form of early preparatory activity in the collicular map and/or later-determined spatial-selection processes, which all tend to enhance activity at the (likely) target location or in its vicinity and/or to reduce activity at the distractor location. Endogenous processes thus contribute to facilitate target selection, and hence to reduce the likelihood of saccade averaging, but they are quite unlikely to drive the eyes to the center of gravity of the visual configuration unless this corresponds to a potential target location or it appears to be in the middle of the range of potential target locations in a given block of trials.

In the mixed target-hemifield blocks of Experiment 3, the target never appeared on the vertical or horizontal midline, and as we have seen in Experiment 2, adding instances where the target is indeed displayed on the midline does not increase the likelihood of center-of-gravity responses. Thus, the global effect we observed was unlikely the result of enhanced activity at the central location. Still, the midline was exactly half way between potential

distractor and target locations. This may suggest, in line with the models' predictions, that the global effect we observed in those instances was a result of preparatory activity at potential stimulus locations (see Basso & Wurtz, 1998; Dorris et al., 2007) and possibly saccade averaging between pre-activated locations in the motor map (see He & Kowler, 1989), or alternatively attention-based enhancement in a window encompassing distractor and target potential locations (Findlay & Kapoula, 1992; Findlay & Walker, 1999; see also Vitu, 1991). However, if the global effect observed under maximal uncertainty was the result of saccade averaging between pre-activated locations, then there is no reason why it would lead to much larger distributions of landing positions than on no-distractor, control trials. Indeed, as we have seen above pure saccade averaging results in comparable distributions between experimental and control trials (van Opstal & van Gisbergen, 1989). The only possible reason for such a dramatic change in the distribution of landing positions would be that pre-activity was not as finely tuned as visually-based activity given that the stimuli were presented at various angles from the vertical or the horizontal meridian within a block of trials. However, if this were to be the case, then we would expect the distributions obtained in distractor trials to spread beyond the corresponding control distributions at the smallest tested angles, which is not what we observed. Thus, it seems quite unlikely that the global effect we observed under maximal target uncertainty was a result of saccade averaging between pre-activated locations in the motor map.

Rather, both erroneous saccades to the distractor and correct saccades to the target were visually-based saccades made in response to stimulus onset, a fact which was further confirmed by the very small proportion of anticipatory saccades (see Figure 11). For center-of-gravity tendencies, they were most likely the result of indecisions of where to send the eyes to or goal-directed saccades to the most optimal location in the display for target localization. These saccades remained more variable probably because of their relatively short latencies.

Indeed, directing the eyes precisely to a given location is time consuming, particularly in the absence of visual landmarks. Current models will thus need to be revised to account for this new form of global effect.

CONCLUSION

=====

The general tendency for our eyes to move towards the center of gravity of the peripheral visual configuration does not only reflect distributed spatial coding in the SC, but it may also be the expression of higher-level visual strategies or indecisions on where to send the eyes to. This later form of global effect, which presents fundamentally distinct characteristics, would operate on top of saccade averaging. It would be easier to observe in specific conditions where saccade averaging is reduced or nearly absent, such as when distractor and target stimuli are displayed across the vertical or the horizontal meridian. Whether this means that the strategy-based global effect supplements saccade averaging and hence that saccade averaging indirectly serves the needs of perceptual processing, or alternatively that it is predominantly at work when the direction of the next saccade is uncertain will have to be investigated in future research.

ACKNOWLEDGMENTS

=====

The present work was supported by a grant ("allocation de recherche") from the French Ministry of Research (2008-2011) attributed to S. Casteau and French-German ANR-DFG grants (#ANR-07-FRAL-014; ANR-10-FRAL-009-01) attributed to F. Vitu. The different studies were presented respectively at the European Conference on Visual Perception 2010 in Lausanne and 2011 in Toulouse. This work greatly benefited from interactions with L. Goffart, whom the authors would like to warmly thank; by sharing with them the neural bases of vertical saccades, he inspired the present research.

REFERENCES

- =====
- Arai, K., & Keller, E. L. (2004). A distributed model of the saccadic system: simulations of trajectory variations produced by multiple competing visual stimuli. *Conf Proc IEEE Eng Med Biol Soc*, 7, 4692-4695.
- Basso, M. A., & Wurtz, R. H. (1998). Modulation of neuronal activity in superior colliculus by changes in target probability. *Journal of Neuroscience*, 18(18), 7519,7534.
- Behan, M., & Kime, N. M. (1996). Intrinsic circuitry in the deep layers of the cat superior colliculus. *Vis Neurosci*, 13(6), 1031-1042.
- Casteau, S., & Vitu, F. (2009). *Evidence for and against a role of lateral interactions in saccade generation*. Paper presented at the 15th European Conference on Eye Movement.
- Casteau, S., & Vitu, F. (2011). *Mapping the distribution of neural activity in humans' oculomotor centres: A behavioural study*. Paper presented at the 16th European Conference on Eye Movements, Marseille.
- Casteau, S., & Vitu, F. (in preparation). Mapping spatial-integration fields and their images in the Superior Colliculus: the neural bases of saccade generation in humans. .
- Chou, I. H., Sommer, M. A., & Schiller, P. H. (1999). Express averaging saccades in monkeys. *Vision Res*, 39(25), 4200-4216.
- Coeffe, C., & O'Regan, J. K. (1987). Reducing the influence of non-target stimuli on saccade accuracy: predictability and latency effects. *Vision Res*, 27(2), 227-240.
- Coren, S., & Hoenig, P. (1972). Effect of non target stimuli upon length of voluntary saccades. *Perceptual and Motor Skills*, 34(2), 499,508.

- Deubel, H., Wolf, W., & Hauske, G. (1984). The evaluation of the oculomotor error signal. In J. F. Gale AG (Ed.), *Theoretical and applied aspects of eye movement research* (pp. 55-62). Amsterdam: Elsevier North-Holland.
- Dorris, M. C., Olivier, E., & Munoz, D. P. (2007). Competitive integration of visual and preparatory signals in the superior colliculus during saccadic programming. *J Neurosci*, 27(19), 5053-5062.
- Edelman, J. A., & Keller, E. L. (1998). Dependence on target configuration of express saccade-related activity in the primate superior colliculus. *J Neurophysiol*, 80(3), 1407-1426.
- Eggert, T., Sailer, U., Ditterich, J., & Straube, A. (2002). Differential effect of a distractor on primary saccades and perceptual localization. *Vision Res*, 42(28), 2969-2984.
- Findlay, J. M. (1982). Global visual processing for saccadic eye movements. *Vision Research*, 22(8), 1033,1045.
- Findlay, J. M., & Kapoula, Z. (1992). Scrutinization, spatial attention, and the spatial programming of saccadic eye movements. *Q J Exp Psychol A*, 45(4), 633-647.
- Findlay, J. M., & Walker, R. (1999). A model of saccade generation based on parallel processing and competitive inhibition. *Behav Brain Sci*, 22(4), 661-674; discussion 674-721.
- Goldberg, M. E., & Wurtz, R. H. (1972). Activity of superior colliculus in behaving monkey. I. Visual receptive fields of single neurons. *Journal of Neurophysiology*, 35(4), 542-559.
- He, P. Y., & Kowler, E. (1989). The role of location probability in the programming of saccades: implications for "center-of-gravity" tendencies. *Vision Res*, 29(9), 1165-1181.
- Kopecz, K., & Schoner, G. (1995). Saccadic motor planning by integrating visual information and pre-information on neural dynamic fields. *Biol Cybern*, 73(1), 49-60.

- Lee, C., Rohrer, W. H., & Sparks, D. L. (1988). Population coding of saccadic eye movements by neurons in the superior colliculus. *Nature*, 332(6162), 357-360.
- Lee, P., & Hall, W. C. (2006). An in vitro study of horizontal connections in the intermediate layer of the superior colliculus. *J Neurosci*, 26(18), 4763-4768.
- McConkie, G. W., Kerr, P. W., Reddix, M. D., & Zola, D. (1988). Eye movement control during reading: I. The location of initial eye fixations on words. *Vision Res*, 28(10), 1107-1118.
- McIlwain, J. T. (1975). Visual receptive fields and their images in superior colliculus of the cat. *J Neurophysiol*, 38(2), 219-230.
- McIlwain, J. T. (1982). Lateral spread of neural excitation during microstimulation in intermediate gray layer of cat's superior colliculus. *J Neurophysiol*, 47(2), 167-178.
- McIlwain, J. T. (1991). Distributed spatial coding in the superior colliculus: a review. *Vis Neurosci*, 6(1), 3-13.
- Meeter, M., Van der Stigchel, S., & Theeuwes, J. (2010). A competitive integration model of exogenous and endogenous eye movements. *Biol Cybern*, 102(4), 271-291.
- Meredith, M. A., & Ramoa, A. S. (1998). Intrinsic circuitry of the superior colliculus: pharmacophysiological identification of horizontally oriented inhibitory interneurons. *J Neurophysiol*, 79(3), 1597-1602.
- Mize, R. R., Jeon, C. J., Hamada, O. L., & Spencer, R. F. (1991). Organization of neurons labeled by antibodies to gamma-aminobutyric acid (GABA) in the superior colliculus of the Rhesus monkey. *Vis Neurosci*, 6(1), 75-92.
- Munoz, D. P., & Istvan, P. J. (1998). Lateral inhibitory interactions in the intermediate layers of the monkey superior colliculus. *J Neurophysiol*, 79(3), 1193-1209.

- Olivier, E., Porter, J. D., & May, P. J. (1998). Comparison of the distribution and somatodendritic morphology of tectotectal neurons in the cat and monkey. *Vis Neurosci*, 15(5), 903-922.
- Ottes, F. P., Van Gisbergen, J. A., & Eggermont, J. J. (1985). Latency dependence of colour-based target vs nontarget discrimination by the saccadic system. *Vision Res*, 25(6), 849-862.
- Robinson, D. A. (1972). Eye movements evoked by collicular stimulation in the alert monkey. *Vision Res*, 12(11), 1795-1808.
- Robinson, D. A., & Fuchs, A. F. (1969). Eye movements evoked by stimulation of frontal eye fields. *J Neurophysiol*, 32(5), 637-648.
- Rolfs, M., & Vitu, F. (2007). On the limited role of target onset in the gap task: support for the motor-preparation hypothesis. *J Vis*, 7(10), 7 1-20.
- Sparks, D. L., Holland, R., & Guthrie, B. L. (1976). Size and distribution of movement fields in the monkey superior colliculus. *Brain Res*, 113(1), 21-34.
- Trappenberg, T. P., Dorris, M. C., Munoz, D. P., & Klein, R. M. (2001). A model of saccade initiation based on the competitive integration of exogenous and endogenous signals in the superior colliculus. *J Cogn Neurosci*, 13(2), 256-271.
- van Opstal, A. J., & van Gisbergen, J. A. (1989). A model for collicular efferent mechanisms underlying the generation of saccades. *Brain Behav Evol*, 33(2-3), 90-94.
- Vitu, F. (1991). The existence of a center of gravity effect during reading. *Vision Res*, 31(7-8), 1289-1313.
- Vitu, F. (2008). About the global effect and the critical role of retinal eccentricity: Implications for eye movements in reading. *Journal of Eye Movement Research*, 2(3), 1-18.

- Viviani, P., & Swenson, R. G. (1982). Saccadic eye movements to peripherally discriminated visual targets. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 8(1), 113-126.
- Wallace, S. F., Rosenquist, A. C., & Sprague, J. M. (1989). Recovery from cortical blindness mediated by destruction of nontectotectal fibers in the commissure of the superior colliculus in the cat. [Research Support, U.S. Gov't, P.H.S.]. *J Comp Neurol*, 284(3), 429-450.
- Watanabe, K. (2001). Inhibition of return in averaging saccades. *Exp Brain Res*, 138(3), 330-342.
- Watanabe, M., Kobayashi, Y., Inoue, Y., & Isa, T. (2005). Effects of local nicotinic activation of the superior colliculus on saccades in monkeys. *J Neurophysiol*, 93(1), 519-534.
- Wilimzig, C., Schneider, S., & Schoner, G. (2006). The time course of saccadic decision making: dynamic field theory. *Neural Netw*, 19(8), 1059-1074.

Chapitre 5. Discussion générale

1. Cadre général de la thèse

1.1 Rappel du contexte théorique et empirique

Les mouvements oculaires sont indispensables au quotidien. Si nous bougeons les yeux, c'est tout simplement parce que nous pouvons voir de façon précise et détaillée uniquement lorsque les éléments visuels sont positionnés sur une petite partie de la rétine, au centre de celle-ci, sur la fovéa. La fovéa est une zone d'environ 1.5 mm de diamètre, qui est composée d'un grand nombre de photorécepteurs, permettant de faire une analyse fine et détaillée de la scène visuelle. Les saccades oculaires vont donc permettre d'amener successivement les différents objets situés en vision périphérique au centre de la fovéa.

Un exemple simple illustrant la nécessité des mouvements oculaires est lors de la lecture d'un texte. Chaque mot va être considéré comme un objet que le système va devoir détailler pour ensuite reconnaître. Bien entendu les saccades ne vont pas être réalisées sur chaque lettre une à une, mais plutôt d'un mot vers un autre ce qui va permettre à quasiment l'ensemble des lettres des mots et l'ensemble des mots de transiter par la zone de plus haute acuité visuelle et ainsi permettre au texte d'être lu. La taille d'une saccade ainsi que le moment où elle va être déclenchée, varient en fonction de nombreux paramètres liés aux propriétés de la scène visuelle et au traitement cognitif des informations, comme l'ont révélé les études dans le domaine de la lecture de texte et la perception de scènes visuelles naturelles. Par ailleurs, comme l'ont indiqué les études réalisées sur les propriétés des saccades dans des paradigmes de visée de cibles présentées dans des contextes visuels relativement simplifiés, la position des stimuli sur la rétine, c'est-à-dire à la fois leur excentricité mais également la distance les séparant, la prédictibilité de leur position ou encore le moment où ils vont apparaître dans le champ visuel ont aussi une influence capitale sur la programmation des paramètres spatiaux et temporels des saccades.

Comme nous l'avons décrit dans la partie introductive de ce manuscrit (Chapitre 1), de nombreuses études en psychologie et en neurosciences, ont permis de mieux décrire ces différents facteurs qui influencent les propriétés des saccades, ainsi que les mécanismes et les

substrats neuronaux qui sous-tendent les différents phénomènes comportementaux observés. Néanmoins, plusieurs des phénomènes rapportés et leurs interprétations théoriques sont encore l'objet de controverses et ce qui détermine où et quand les yeux vont bouger dans une scène visuelle plus ou moins complexe est encore discuté. Les différents modèles proposés reposent pour une grande majorité sur des mécanismes de bas niveau opérant au niveau du colliculus supérieur et dépendant de la stimulation visuelle exogène. Pour la plupart aussi, ils envisagent que ces mécanismes sont modulés par des processus endogènes, de plus haut niveau, qui permettent non seulement de mieux sélectionner la cible pour la saccade, mais aussi de retenir le regard à certaines positions.

1.1.1 La métrique des saccades

Pour la métrique des saccades, l'ensemble des modèles s'accorde à dire qu'elle reflète principalement la mauvaise résolution du colliculus supérieur, le fait qu'au niveau de cette structure, l'espace visuel est codé de manière distribuée, c'est-à-dire par populations de neurones. Cela permet de rendre compte de la relative précision des saccades vers une cible isolée, mais aussi d'un effet très robuste, à savoir l'effet global. Ce phénomène mis en évidence par Findlay (1982) montre que lorsque deux (ou plusieurs) stimuli sont présentés simultanément à des positions voisines dans le champ visuel, la saccade réalisée tend à amener le regard à une position intermédiaire entre les deux stimuli, et plus précisément au centre de gravité de la configuration visuelle formée par l'ensemble des stimuli. Cette tendance relativement systématique pour les saccades générées rapidement proviendrait du fait que les neurones du colliculus supérieur ont des champs récepteurs larges, qui se chevauchent (Goldberg & Wurtz, 1972a; McIlwain, 1975). Les deux stimuli présentés activeraient des populations neuronales communes, et favoriseraient de ce fait l'exécution d'une saccade dont l'amplitude et la direction seraient la moyenne pondérée de l'ensemble des amplitudes et directions codées par toute la population neuronale active (Findlay, 1982 ; Lee et al., 1988).

Cette hypothèse repose en premier lieu sur les travaux de Robinson (1972) qui a montré en stimulant électriquement deux sites au sein des couches intermédiaires et profondes du colliculus supérieur chez le singe, que cela favorisait le déclenchement d'une saccade vers une position intermédiaire à celles codées par les deux sites stimulés, dans le champ visuel. Elles reposent sur d'autres travaux neurophysiologiques, mais aussi comportementaux (voir Section 2.2.3.2), mais l'une de ses prédictions majeures n'a pas encore été testée. L'on sait

que les neurones du colliculus supérieur ont des champs récepteurs dont la taille augmente à mesure qu'ils codent des positions plus périphériques dans le champ visuel (Goldberg & Wurtz, 1972a; McIlwain, 1975). L'on sait aussi que chaque point visuel entraîne réciproquement l'activation d'une population de neurones couvrant une région de taille relativement constante du fait de la distorsion de l'espace visuel due à la magnification fovéale (McIlwain, 1975). On devrait donc s'attendre à ce que l'effet global survienne seulement lorsque les stimuli visuels sont relativement proches et que la zone de l'espace visuel dans laquelle il opère soit de taille grandissante à mesure que les stimuli sont plus excentrés. Par contre, la zone correspondante d'intégration au niveau du colliculus supérieur devrait être de taille relativement constante quelle que soit la position des stimuli dans le champ visuel. Or, l'on ne sait pas si cela est vrai chez le singe comme chez l'homme. De plus, on ne sait pas si la forme et l'orientation de ces zones d'intégration au niveau du colliculus supérieur que nous avons appelées champs d'intégration spatiale, sont similaires à la forme et l'orientation des champs récepteurs des neurones du colliculus supérieur.

Seules quelques études ont essayé d'évaluer l'étendue de la zone du champ visuel dans laquelle l'effet global était observé. Elles ont permis de montrer qu'il y a une séparation angulaire maximale entre deux stimuli présentés dans le même hémichamp, pour que ceux-ci entraînent un effet global. Cependant, les estimations variaient d'une étude à l'autre : $\pm 20^\circ$ autour de l'axe de la cible selon Walker et al. (1997) et $30-60^\circ$ entre la cible et le distracteur selon Ottes et al. (1985). De plus, la gamme des excentricités des stimuli testées était relativement faible, empêchant de vérifier les variations de la taille de cette zone dans le champ visuel. Pour ce qui est de deux stimuli présentés dans deux hémichamps opposés, très peu d'études ont été réalisées, et celles-ci ne sont pas parvenues à mettre en évidence un effet global, tout au moins dans des conditions où des stratégies visuelles ne pouvaient intervenir (He & Kowler, 1989 ; voir aussi Watanabe, 2001). Or un effet global inter-hémichamp, bien que non envisagé par Walker et al. (1997), devrait pouvoir être observé étant donné que les champs récepteurs des neurones proches de la représentation de l'axe médian vertical débordent sur l'hémichamp visuel contralateral (Goldberg et Wurtz, 1972a ; pour une revue voir McIlwain, 1991).

Une autre question qui reste non résolue est de savoir si le codage spatial distribué et ainsi l'effet global reposent sur des connexions horizontales entre les neurones au sein des différentes couches du colliculus supérieur. Selon certains modèles, lorsque les stimuli sont présentés dans le même hémichamp et à une faible séparation angulaire, ils favorisent une

saccade déviée vers le centre de gravité de la configuration visuelle, du fait de connexions excitatrices entre les populations neuronales activées (van Opstal & van Gisbergen, 1989 ; Arai et al., 1994 ; 1999 Wilimzig et al., 2006 ; voir aussi Trappenberg et al., 2001). Et à l'inverse, lorsque les deux stimuli sont présentés à des positions éloignées, alors les différents sites activés rentreraient en compétition du fait d'interactions inhibitrices de longue portée et la saccade serait dirigée vers l'un ou l'autre des stimuli. Ces modèles reposent sur de nombreuses études électrophysiologiques et anatomiques ayant permis de mettre en évidence des connexions excitatrices locales (McIlwain, 1982) et des connexions inhibitrices distantes (e.g. Munoz & Istvan, 1998), mais celles-ci sont discutées (voir Section 2.2.3.2). De plus, beaucoup d'études ont étudié l'effet global au niveau comportemental, mais aucune étude n'a jusqu'alors permis de déterminer s'il était lié aux interconnexions latérales ou au simple chevauchement des champs récepteurs. Ce n'est pas parce qu'un effet global peut être prédit à partir d'interactions latérales comme dans le cadre du modèle de van Opstal et van Gisbergen (1989), que ces interactions latérales sont forcément nécessaires pour la survenue de cet effet.

Enfin, en contradiction avec l'hypothèse générale que l'effet global est principalement un effet de bas niveau, certains auteurs ont proposé qu'il reflèterait des facteurs de plus haut niveau, de type endogènes. Il est indéniable que des processus cognitifs relativement élaborés entrent en jeu dans la détermination de la métrique des saccades, et cette hypothèse fait partie intégrante de plusieurs des modèles de production des saccades. De plus, les modèles suggèrent que les facteurs de haut niveau peuvent influencer, moduler l'effet global, mais aucun ne suppose que ces facteurs seraient totalement responsables d'un tel effet. Ils considèrent que l'effet global est la réponse par défaut du système oculomoteur, mais en aucun cas il ne serait le résultat d'une décision ou d'une stratégie d'aller placer ses yeux au centre de la configuration visuelle. Toutefois, c'est ce que suggèrent les données de He et Kowler (1989). Ces auteurs ont observé que lorsque la cible était présentée avec un distracteur positionné en miroir autour de l'axe vertical, et que la position de la cible était fortement prédictible au sein d'un même bloc, les yeux n'étaient pas déviés vers le centre de gravité de la configuration cible/distracteur. A l'inverse, lorsque la position de la cible était totalement imprédictible, les auteurs ont observé un effet global, suggérant donc que les participants ne sachant pas à l'avance où aller, choisissaient de viser une position intermédiaire qui les rapprochait de toute façon de la cible. Le fait que ces observations aient été réalisées avec une configuration bilatérale amène toutefois à se questionner sur la spécificité des résultats obtenus par He et Kowler (1989). En effet, la plupart des autres effets rapportés dans la

littérature reposaient sur des stimulations visuelles doubles unilatérales, et dans ces cas précis, l'effet de l'incertitude de la position de la cible était bien moindre (Coëffé & O'Regan, 1987). Il est envisageable que les facteurs de haut niveau rentreraient plus en jeu dans ce genre de configuration, plutôt que lorsque les stimuli sont présentés dans le même hémichamp et dans la même direction. Mais, cela reste à tester.

1.1.2 La latence des saccades

La latence des saccades, tout comme leur métrique est généralement supposée reposer sur des mécanismes neuronaux au sein du colliculus supérieur, bien qu'étant elle aussi sujette à des modulations endogènes, de plus haut niveau. Néanmoins, deux hypothèses alternatives s'affrontent. La première suppose que le moment où la saccade est déclenchée, résulte de la compétition entre l'activité d'un système de fixation et l'activité d'un système de mouvement (Findlay & Walker, 1999 ; Walker et al., 1997). La seconde attribue le départ de la saccade à des mécanismes compétitifs et interactifs liées aux interactions latérales au sein du colliculus supérieur (Trappenberg et al., 2001). Ces deux hypothèses rendent compte de l'un des autres phénomènes robustes observés lorsque deux stimuli sont présentés de façon simultanée ; il s'agit de l'effet des distracteurs éloignés. Cet effet décrit l'augmentation de la latence d'une saccade dirigée vers une cible lors de la présentation simultanée d'un distracteur situé en dehors d'une région de 20° autour de l'axe de la cible (Walker et al., 1997).

Selon l'hypothèse de fixation, l'augmentation de la latence des saccades lorsqu'un distracteur est présenté éloigné de la cible, serait due à l'augmentation de l'activité du système de fixation du fait de la présence du distracteur. Les neurones de fixation, bien que plus nombreux dans la région rostrale du colliculus, qui codent pour la partie fovéale, s'étendent dans des régions du colliculus codant jusqu'à environ 10° autour de la fovéa. Ainsi, un distracteur présenté dans l'hémichamp opposé ou lorsqu'il est plus près de la fovéa que la cible, activerait les neurones de fixation et donc aurait toujours un effet inhibiteur, ralentissant le déclenchement de la saccade. Selon cette hypothèse, la position relative des stimuli serait le facteur critique déterminant la latence des saccades.

Selon l'hypothèse d'interactions latérales, au contraire, l'effet des distracteurs éloignés serait le résultat de connexions inhibitrices de longue portée, entre les sites activés respectivement par la cible et le distracteur, au niveau du colliculus supérieur. Les neurones codant pour la position du distracteur inhiberaient les neurones codant pour la position de la

cible, et la saccade serait déclenchée plus tardivement. A l'inverse, si le distracteur est présenté proche de la cible, l'activité des neurones codant pour la position de la cible serait augmentée grâce aux connexions excitatrices de courte portée, et la saccade devrait être générée plus rapidement. Dans ce cadre, le facteur critique déterminant la latence des saccades serait donc la distance séparant les stimuli, et plus particulièrement la distance entre les sites de la carte motrice codant pour la cible et pour le distracteur.

Cette hypothèse reposant sur des interactions latérales est soutenue par des données issues d'études neurophysiologiques réalisées chez le primate. Dorris et al. (2007) ont montré que la présentation d'un stimulus distracteur entraîne une inhibition de l'activité des neurones codant pour la cible lorsque les deux sites activés sont séparés par une distance supérieure à 1 mm de surface colliculaire, mais un renforcement de l'activité des neurones codant pour la position de la cible lorsque la distance colliculaire entre le distracteur et la cible est inférieure à 1mm. Cependant, très peu d'études comportementales ont montré un réel effet facilitateur d'un distracteur proximal sur la latence des saccades. De plus, les résultats rapportés par Walker et al. (1997), en ce qui concerne l'effet des distracteurs éloignés seraient plus liés à la position relative des stimuli qu'à la distance les séparant, ce qui semble plus en accord avec l'hypothèse de fixation. En fait, selon leurs données, le départ de la saccade serait ralenti de moins en moins à mesure que le rapport entre l'excentricité du distracteur et l'excentricité de la cible augmenterait, et ceci que le distracteur soit présenté dans le même hémichamp ou dans l'hémichamp opposé à la cible. Cependant, il reste indéterminé si cette observation tient uniquement de l'excentricité des stimuli et non pas de la distance séparant leurs sites respectifs de projection sur le colliculus supérieur. En effet, du fait de la magnification fovéale, au plus le ratio entre l'excentricité de la cible et l'excentricité du distracteur est élevé, au plus la distance colliculaire entre les sites de projection respectifs est grande, au moins pour le cas de stimuli présentés dans le même hémichamp. D'un autre côté, les données de Walker et al. (1997) ont montré que l'effet d'un distracteur controlatéral est du même ordre que l'effet d'un distracteur ipsilatéral mais distant de la cible, et ce résultat semble aller à l'encontre de l'hypothèse des interactions latérales. En effet, les fibres connectant les deux colliculi doivent traverser la commissure entre les deux colliculi, et cela devrait entraîner un coût temporel.

L'ensemble de ces données, ainsi que de nombreuses autres (voir Section 3.2.2.1), ne permet donc pas de trancher en faveur de l'une ou l'autre des deux hypothèses proposées pour rendre compte de la latence des saccades et des études sont nécessaires pour les départager.

1.2 Rappel de la problématique et des objectifs

L'objectif de ce travail de thèse était de mettre à l'épreuve les différentes hypothèses proposées pour rendre compte de la métrique et de la latence des saccades lors de la visée d'une cible en contexte visuel. Elles se focalisaient donc sur les deux phénomènes robustes mis en évidence dans ces conditions, l'effet global pour la métrique et l'effet des distracteurs éloignés pour la latence.

Le premier objectif, en rapport avec la métrique des saccades, était de tester l'hypothèse générale, commune aux différents modèles, selon laquelle l'effet global est effectivement le reflet de la distribution du codage spatial au sein du colliculus supérieur. L'idée des études réalisées était de vérifier qu'il y a bien une distance maximale, seuil, entre les stimuli pour que ceux-ci génèrent un effet global. Puis, à partir de l'estimation de cette distance seuil, le but était de définir les propriétés des champs d'intégration spatiale et déterminer si celles-ci reproduisent les propriétés des champs récepteurs des neurones du colliculus supérieur. Du fait des variations de la taille de ces derniers dans le champ visuel, il était donc important de faire la cartographie des champs d'intégration spatiale et de leurs propriétés, en termes de taille et de forme/orientation. De façon reliée, on espérait aussi pouvoir indiquer si des interactions latérales sous-tendent l'effet global. Le second objectif était de réexaminer l'hypothèse proposée par He et Kowler (1989) selon laquelle, l'effet global pourrait n'être que le reflet de stratégies visuelles. L'hypothèse sous-jacente était que cela pourrait être le cas lorsqu'un effet global de bas niveau serait peu probable, comme par exemple dans le cas de stimulations bilatérales, de part et d'autre du méridien vertical.

Le troisième objectif de ce travail se rapportait à la détermination de la latence des saccades. Il visait à départager les deux grandes classes d'hypothèses ayant été proposées pour rendre compte notamment de l'effet des distracteurs éloignés, à savoir l'hypothèse d'un système de fixation en opposition avec l'hypothèse d'interactions latérales. On s'attachait notamment à tenter de dissocier si la variable critique pour prendre en compte de l'effet des distracteurs éloignés est la distance séparant les deux stimuli, comme proposé par l'hypothèse des interactions latérales, ou alors la position rétinienne relative des stimuli, comme proposé par l'hypothèse d'un système de fixation. De façon complémentaire, on cherchait à définir de façon plus précise l'effet des distracteurs ipsilatéraux et présentés dans le voisinage de la

cible, sur la latence des saccades, en cherchant à définir les conditions favorisant un effet facilitateur ou bien inhibiteur de ces distracteurs.

Pour répondre à ces objectifs, nous avons réalisés trois séries d'études. La première se focalisait principalement sur l'étude des latences des saccades, la seconde répondait à notre tentative de spécifier et cartographier les champs d'intégration spatiale, et enfin la dernière portait sur l'effet global inter-hémichamps et le rôle des stratégies visuelles dans ces cas particuliers. Cependant, les trois séries d'études permettaient de répondre de façon complémentaire aux questions posées, notamment de par l'analyse systématique de la métrique et de la latence des saccades. De ce fait, dans la partie qui suit, les données recueillies seront résumées et discutées non pas par projets séparés, mais autour de notre problématique relative à la métrique et à la latence des saccades.

2. Résultats et Discussion

2.1. La métrique des saccades : L'effet global

2.1.1. Rôle et propriétés des mécanismes d'intégration spatiale

L'ensemble des modèles proposant de rendre compte de la production des saccades considère que l'effet global est un effet bas niveau, résultant du codage spatial distribué au sein de la carte colliculaire. Cette distribution du codage spatial au sein du colliculus supérieur reflète les propriétés des neurones qui composent les différentes couches, notamment le fait que ces neurones ont des champs récepteurs larges, qui se chevauchent et ce d'autant plus que les neurones codent pour des positions excentrées dans le champ visuel. Elle implique que ce sont des populations neuronales, et non pas un seul neurone, qui sont activées au niveau des cartes sensorielles et motrices lorsqu'un seul point est présenté dans le champ visuel. De plus, du fait du facteur de magnification corticale, l'étendue de la région activée est constante au travers de la carte, et quelle que soit la position des stimuli sur la rétine. Les résultats que nous avons obtenus au travers des différents projets réalisés ont permis de confirmer au moins dans une certaine mesure, que l'effet global chez l'homme partage un certain nombre de ces propriétés des neurones du colliculus supérieur, comme elles ont été estimées chez l'animal.

2.1.1.1. Cartographie et caractéristiques des champs d'intégration spatiale

L'hypothèse selon laquelle l'effet du centre de gravité reflète le codage spatial distribué au sein du colliculus supérieur, nous a amené à faire un certain nombre de prédictions concernant les propriétés de l'effet global. La première de ces prédictions était que l'effet global ne devrait opérer qu'entre des stimuli relativement proximaux. Au-delà d'une certaine distance, ou encore en dehors d'une certaine zone, seuil (i.e. appelé ici champ d'intégration spatiale), l'effet devrait s'annuler, permettant ainsi au regard de se poser avec précision sur la cible en dépit de la présence d'un autre stimulus visuel. La seconde était que les champs d'intégration spatiale devraient avoir les mêmes caractéristiques que les champs récepteurs des neurones du colliculus supérieur. Par conséquent leur taille devrait augmenter avec l'excentricité des stimuli (Goldberg & Wurtz, 1972a ; McIlwain, 1975), alors que leur orientation devrait varier avec la direction de la saccade.

Les résultats obtenus dans les études du Chapitre 3 ont confirmé ces prédictions. Elles ont montré premièrement que l'effet global diminuait à mesure que la distance entre la cible et le distracteur augmentait, et qu'au-delà d'une distance seuil l'effet s'annulait. L'annulation de l'effet se caractérisait par le passage graduel d'une distribution des positions d'atterrissage de l'œil unimodale, à mi-chemin entre le distracteur et la cible, à une distribution tendant à être bimodale. Le pic principal était centré sur la cible, et non dissociable de la distribution obtenue lorsque la cible apparaissait à la même position mais sans distracteur ; le second pic, non systématique, était en faveur du distracteur. Cette phase de transition mais surtout la distance seuil à partir de laquelle l'effet global devenait négligeable (i.e. « global effect percentage (GEP) » de 90%) correspondait à de plus petites distances à mesure que les stimuli étaient moins excentrés. Comme on peut le voir au Tableau 2.1, cela était vrai lorsque les stimuli étaient présentés le long de l'axe horizontal pour des excentricités du distracteur (toujours moins excentré que la cible) variant entre 2 et 6° (Expériences 1-3). Cela était vrai aussi le long des autres axes, obliques et vertical, bien qu'aux alentours du méridien vertical, la différence entre les deux excentricités testées était moindre ; dans ce cas, l'effet global était faible dès les plus petites distances (Expérience 3).

Les données recueillies dans notre première série d'expériences (Expériences 2a-b, Chapitre 2) ont permis de compléter ce tableau pour le cas des stimuli présentés le long de l'axe horizontal, mais à des excentricités plus faibles (0.5° à 3°). Elles ont montré que lorsque le distracteur était présenté à une excentricité de 0.5°, c'est-à-dire dans la zone fovéale, la saccade était seulement très légèrement déviée de la position de la cible (plus excentrée), et cela principalement lorsque la distance angulaire entre le distracteur et la cible était très faible (1-1.5°). Cela suggère que dans ce cas, l'effet du distracteur sur la métrique était presque négligeable, allant donc dans le sens d'une zone morte pour l'effet global comme rapporté par Vitu et al. (2006 ; voir Chapitre 1 ; Section 3.2.1.1). Pour ce qui est de l'effet d'un distracteur présenté à une excentricité de 1°, il était déjà plus conséquent et était quasiment, mais pas complètement, annulé pour une séparation entre distracteur et cible de 3° ; pour cette distance, l'œil atterrissait le plus souvent sur la cible et quelques réponses favorisant le distracteur commençaient à pointer, mais il restait encore quelques essais où la position fixée était intermédiaire. Enfin, pour les plus grandes excentricités testées (2 et 3°), les résultats corroboraient ceux présentés au chapitre 3 ; ceux-ci révélaient un effet global massif qui diminuait à mesure que la distance entre la cible et le distracteur augmentait. Du fait de la petite gamme de distances séparant la cible et le distracteur, le pourcentage d'effet global ne

dépassait jamais le palier de 90%, suggérant donc que l'effet s'annulait pour des distances entre cible et distracteur supérieures à 3°.

	Direction / Eccentricité des stimuli												
	0°			22.5°		45°		60°		80°		90°	
	2°	4°	6°	2°	4°	2°	4°	2°	4°	2°	4°	2°	4°
1a	4.7	6.4	7.9										
1b	3.9	7.2	10.4										
2	3.5	6.4		6.2	8.5	4	5	3.4	4.6	3	3		3.4
m	4.0	6.7	9.15	6.2	8.5	4	5	3.4	4.6	3	3		3.4

Tableau 2.1. Récapitulatif des distances angulaires seuil au-delà desquelles l'effet global tendait à disparaître pour les expériences 1a-b et 2 rapportées au Chapitre 3, en fonction de l'excentricité du distracteur et l'axe de présentation des stimuli mesuré à partir de l'horizontale. La valeur a été évaluée grâce au calcul du pourcentage d'effet global. Une valeur de 100% indiquait une saccade précise sur la cible ; nous avons défini le seuil à 90% (pour calcul voir Chapitre 3).

Enfin, les données des études présentées au Chapitre 4, sur lesquelles nous reviendrons plus tard de par la particularité d'un effet global inter-hemichamp, ont elles aussi confirmé que l'effet global, qui était dans ce cas relativement faible, survenait seulement lorsque la séparation entre la cible et le distracteur était inférieure à un seuil. De plus, ce seuil correspondait à des distances angulaires moindres lorsque les stimuli étaient moins excentrés. Le distracteur et la cible étaient présentés en miroir soit autour de l'axe vertical (Expériences 1-3), soit autour de l'axe horizontal (Expérience 3). Ce n'était que pour des angles de séparation entre l'axe de la cible et l'axe du distracteur qui étaient inférieurs ou égaux à 60° dans la condition verticale et 30-50° dans la condition horizontale, que le regard était dévié significativement de la cible et en direction du méridien. En reprenant le même critère que ci-dessus pour estimer la distance seuil à partir de laquelle l'effet global s'annulait, à savoir un pourcentage d'effet global de 90%, nous arrivons à des estimations de l'angle de séparation d'environ 50° dans la condition verticale, et 30° dans la condition horizontale. La valeur seuil correspondait donc à une distance angulaire entre cible et distracteur plus faible pour une excentricité du distracteur de 2° que pour une excentricité de 4° (voir Tableau 2.2.).

Direction / Eccentricité des stimuli			
En miroir / méridien vertical		En miroir / méridien horizontal	
2°	4°	2°	4°
1.5	3	1.1	2.1

Tableau 2.2. Approximation des distances angulaires seuil au-delà desquelles l'effet global tendait à disparaître dans les expériences 1 et 3 rapportées au Chapitre 4, en fonction de l'excentricité du distracteur et l'axe de présentation des stimuli (en miroir autour du méridien vertical ou horizontal). Le seuil correspondait à un pourcentage d'effet global de 90%.

Si l'excentricité des stimuli est un facteur critique, qui détermine l'écartement maximal entre deux stimuli pour un effet global, la direction semble aussi très importante. C'est ce qu'ont révélé les données recueillies dans l'expérience 2 du Chapitre 3. Dans cette expérience, l'axe de présentation des stimuli était manipulé, et cela a permis d'observer, comme résumé au Tableau 2.1, que la distance seuil pour un effet global tendait à diminuer à mesure que les stimuli se rapprochaient du méridien vertical. La seule réelle exception à cette règle était la condition dans laquelle les stimuli apparaissaient le long de l'axe formant un angle de 22.5° avec l'horizontale. Dans ce cas, les valeurs seuil estimées étaient beaucoup plus élevées que sur les autres axes y compris l'axe horizontal. La taille plus petite des champs d'intégration spatiale le long de l'axe vertical semble pouvoir s'expliquer par la déformation de l'espace visuel au niveau du colliculus supérieur (voir Section 2.1.1.2). Pour le cas particulier observé pour un angle de 22.5°, il semble pouvoir s'expliquer par la forme et l'orientation des champs d'intégration spatiale. Ceux-ci, comme les champs récepteurs des neurones du colliculus supérieur, tendraient à avoir une forme patatoïde orientée horizontalement dans la région du méridien horizontal et verticalement dans la région du méridien vertical. La distance seuil le long de l'axe de 22.5° serait plus élevée parce qu'elle correspondrait à la diagonale traversant un champ elliptique/patatoïde dont l'orientation tend à être horizontale. L'analyse que nous avons réalisée de la répartition en 2D des positions d'atterrissage des saccades dans la condition expérimentale où la cible était accompagnée du distracteur a permis de conforter cette interprétation en montrant que les nuages de points

étaient biaisés le long de l'axe de la cible et du distracteur, sauf dans la condition 22.5° pour laquelle le nuage montrait une orientation horizontale.

Lorsque l'on couple les résultats de cette expérience à ceux obtenus dans les expériences rapportées au Chapitre 4, nous parvenons à des conclusions similaires puisque la distance seuil pour un effet global entre les hémichamps haut et bas est beaucoup plus faible que le long de l'axe horizontal (0°) et le long de l'axe formant un angle de 22.5° avec l'horizontale pour des excentricités du distracteur de 2° et 4° (voir Tableaux 2.1. et 2.2.). La distance seuil est aussi légèrement plus faible entre les hémichamps gauche et droite que le long de l'axe vertical. Ainsi, les champs d'intégration spatiale tendraient à être très allongés le long du méridien horizontal, et plus modérément étirés le long du méridien vertical.

Ainsi, à partir de l'ensemble de nos résultats, l'on peut résumer les propriétés des champs d'intégration spatiale de la manière suivantes. Premièrement, de la même manière que la taille des champs récepteurs des neurones au niveau du colliculus supérieur augmente à mesure que ces neurones codent pour des positions plus éloignées de la fovéa, la taille des champs d'intégration spatiale augmente à mesure que les stimuli sont présentés dans des régions plus périphériques du champ visuel. Deuxièmement, les champs d'intégration spatiale ont une forme oblongue qui s'étire horizontalement et verticalement dans le voisinage des méridiens horizontaux et verticaux respectivement. Bien que ces champs semblent moins grossiers que les champs récepteurs des neurones du colliculus supérieur chez le singe (voir Tableaux 2.1, 2.2. et Figure 2.1), il faut noter d'une part que ces derniers montrent des orientations similaires aux champs d'intégration estimés ici, mais aussi que les champs récepteurs des neurones codant pour des positions proches du méridien vertical tendent à « déborder » sur l'hémichamp controlatéral (Goldberg & Wurtz, 1972a). Cela permet l'activation simultanée des deux colliculi, et sous-tend probablement la programmation des saccades verticales (Robinson, 1972). Le fait que nous ayons observé dans les études présentées au Chapitre 4, un effet du centre de gravité lors de la stimulation simultanée des hémichamps droit et gauche, et ainsi que les champs d'intégration spatiale proches du méridien vertical soient à cheval sur les deux hémichamps est compatible avec cette propriété des neurones du colliculus supérieur. Etant donné que ces résultats étaient obtenus même en l'absence de stratégies visuelles possibles (i.e. la cible apparaissait toujours dans le même hémichamp au sein d'un bloc d'essais ; voir Section 2.1.2), ils permettent d'établir que du fait des propriétés des neurones du colliculus supérieur, un effet global bilatéral est possible. Il faut néanmoins rappeler que cet effet reste différent de celui observé le long des axes, dans le

sens où très peu de saccades amenaient le regard à une position exactement intermédiaire entre les stimuli présentés en miroir autour du méridien vertical. Il est possible que cela soit dû au fait que tous les neurones codant pour des positions proches du méridien vertical n'ont pas un champ récepteur traversant ce méridien (voir Goldberg & Wurtz, 1972a).

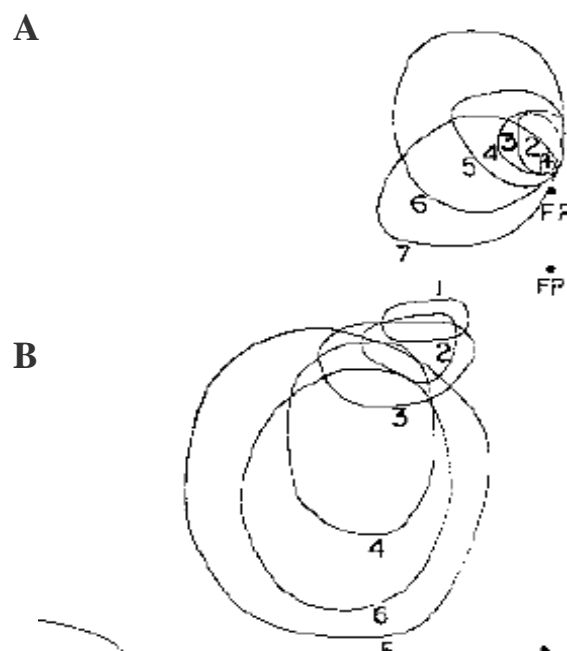


Figure 2.1 Illustration de la taille des champs récepteurs des cellules enregistrées chez le singe. La Figure A représente une illustration des champs récepteurs des cellules situées dans la couche superficielle du colliculus supérieur et enregistrés dans la zone rostrale. La Figure B représente également une illustration des champs récepteurs, mais enregistré dans la zone caudale Source : Goldberg et Wurtz (1972a).

2.1.1.2. Image des champs d'intégration spatiale sur la carte oculomotrice

Comme nous l'avons résumé ci-dessus, nos résultats nous ont permis de montrer que les champs d'intégration spatiale présentaient des caractéristiques semblables aux champs récepteurs des neurones situés au niveau des couches superficielles du colliculus supérieur, à la fois en taille ainsi qu'en orientation. Une autre étape de notre travail a été d'estimer la taille de l'image des champs récepteurs sur une carte oculomotrice théorique, i.e. la carte colliculaire chez le singe telle qu'elle a été modélisée par Ottes et al. (1986), c'est-à-dire en prenant en compte la déformation de l'espace visuel due à la magnification fovéale. En d'autres termes, nous avons cherché à mesurer l'étendue de la région sur le colliculus au sein de laquelle les activités générées par deux stimuli visuels entraînent un phénomène de moyennage saccadique. La prédiction formulée à partir des résultats de McIlwain (1975),

était que les variations des tailles des champs d'intégration spatiale en fonction de la position des stimuli dans le champ visuel seraient compensées par le facteur de magnification fovéale, et par conséquent que l'image des champs d'intégration spatiale sur le colliculus supérieur aurait une taille constante quelle que soit la région du champ visuel et donc de la carte colliculaire stimulée. Pour tester cette hypothèse, nous avons donc converti la taille des champs d'intégration spatiale estimée dans nos différentes expériences en millimètres de surface colliculaire.

L'estimation de la distance colliculaire seuil pour un effet global a été réalisée de façon systématique dans le cadre des études présentées au Chapitre 3, bien que nous allons tenter de compléter ce tableau avec les résultats de nos études présentées au Chapitre 2. Comme résumé au Tableau 2.3 pour les données des expériences du Chapitre 3, l'on remarque que les valeurs colliculaires sont à peu près équivalentes pour les différentes positions testées et beaucoup moins variables que les valeurs seuil estimées en degré d'angle visuel (voir 2.1.1.1.). Pour l'expérience 1a, le seuil colliculaire maximal a été estimé à .92 mm, et de façon intéressante cette valeur est exactement la même quelle que soit l'excentricité du distracteur. Pour l'expérience 1b, les valeurs montrent de légères différences en fonction de l'excentricité, allant de .82 à 1.1 mm. Ces différences peuvent provenir du critère de seuil pour le pourcentage d'effet global que nous avons fixé. En effet, nous avons décidé de fixer ce seuil à 90%, mais du fait que les courbes convergeaient aux alentours de 95%, on peut se demander si les différences observées entre les différentes excentricités n'était pas l'effet d'un biais lié à notre mesure. Néanmoins, d'après les données obtenues dans la condition horizontale de l'étude 2, il semble que la distance colliculaire varie légèrement en fonction de l'excentricité, au moins entre 2 et 4° ; il est donc possible que cela reflète des mécanismes plus fondamentaux. Il est à noter qu'une différence, mais inverse, entre les deux excentricités testées (2 et 4°) était aussi présente dans la condition 80°. Ceci dit, pour tous les autres axes de présentation, la distance seuil est la même pour les deux excentricités du distracteur. Elle est aussi du même ordre (0.9 mm) au travers des différents axes de présentation, à l'exception de l'axe de 22.5°.

	Direction / Eccentricité des stimuli												
	0° (Horizontal)			22.5°		45° (Oblique)		60°		80°		90° (Vertical)	
	2°	4°	6°	2°	4°	2°	4°	2°	4°	2°	4°	2°	4°
1a	0.92	0.92	0.92										
1b	0.82	0.99	1.09										
2	0.75	0.91		1.15	1.17	0.93	0.83	0.90	0.90	0.95	0.75		0.80
m													

Tableau 2.3. Estimation des distances seuil en coordonnées colliculaires lors des études réalisées au Chapitre 3 (Étude 1a et 1b) en fonction de l'excentricité du distracteur. L'on voit que la taille est parfaitement la même pour les trois excentricités testées dans l'étude 1a mais qu'elles diffèrent pour l'étude 1b.

Enfin, si l'on compare ces estimations à celles des expériences rapportées au Chapitre 2 pour lesquelles, les excentricités testées étaient plus faibles, l'on arrive tout d'abord à une estimation de 0.8 mm pour un distracteur présenté à une excentricité de 1° (en supposant que la distance seuil angulaire est aux alentours de 3°; voir Section 2.1.1.1.), ce qui semble en accord avec les estimations pour une excentricité de 2° rappelées ci-dessus. Par contre, pour les conditions où le distracteur apparaissait à une excentricité de 0.5°, la distance seuil angulaire ne semblait pas dépasser 1-1.5°, ce qui une fois convertie en distance colliculaire, donne des valeurs bien inférieures, allant de 0.3 à 0.5 mm.

Ainsi, en accord avec les observations neurophysiologiques, il semble que l'image colliculaire des champs d'intégration spatiale soit de taille relativement constante sur une grande partie de la carte. Néanmoins, à mesure que les stimuli se rapprochent de la fovéa, ils semblent former une image plus petite, suggérant donc des différences majeures entre fovéa et périphérie ou région rostrale et région caudale du colliculus supérieur.

2.1.1.3. Discussion : L'effet global, un phénomène d'intégration spatiale.

Champs d'intégration spatiale et champs récepteurs

L'un des objectifs de ce travail de thèse était d'estimer chez l'homme, l'orientation et la taille des champs d'intégration spatiale et de tester si ces champs d'intégration présentaient les mêmes propriétés que les champs récepteurs des neurones du colliculus supérieur,

estimées grâce aux études neurophysiologiques chez l'animal. L'idée sous-jacente était de déterminer si le codage spatial distribué au sein du colliculus supérieur est responsable, comme supposé dans l'ensemble des modèles de la production des saccades, de l'effet global. Nos résultats ont permis de confirmer cette hypothèse en montrant que l'effet global survient seulement lorsque la distance angulaire entre une cible et un distracteur est inférieure à une distance seuil, validant donc la notion de champ d'intégration spatiale. De plus, il s'est avéré que les propriétés de ces champs d'intégration, en termes de taille, de forme et d'orientation étaient relativement similaires aux propriétés des champs récepteurs des neurones du colliculus supérieur. Premièrement, leur taille en degrés d'angle visuel augmentait à mesure que les stimuli étaient plus excentrés, de la même façon que la taille des champs récepteurs des neurones colliculaires augmente à mesure qu'ils codent pour des positions plus périphériques. Deuxièmement, leur forme oblongue était orientée le long des axes médians, de la même façon que les neurones proches de la représentation du méridien horizontal et du méridien vertical au sein du colliculus supérieur ont respectivement des champs récepteurs étirés horizontalement et verticalement. Troisièmement, les champs d'intégration spatiale, tout comme les champs récepteurs des neurones du colliculus supérieur, tendaient à traverser l'axe médian vertical. Il faut noter néanmoins que le fait que les champs d'intégration semblent partager les mêmes propriétés que les champs récepteurs des neurones chez l'animal, ne veut pas dire pour autant qu'ils sont l'équivalent des champs récepteurs des neurones du colliculus supérieur.

Ainsi, en accord avec le premier ensemble des prédictions de l'interprétation de l'effet global en termes de codage spatial distribué au sein du colliculus supérieur, l'effet global est bien sensible aux mêmes facteurs que les champs récepteurs des neurones du colliculus supérieur.

L'image des champs d'intégration spatiale sur la carte est-elle de taille fixe ?

Du fait de la distorsion de l'espace visuel au sein du colliculus supérieur, l'interprétation de l'effet global en termes de codage spatial distribué fait une autre prédiction. Elle prédit que l'image sur la carte colliculaire des champs d'intégration spatiale, devrait, tout comme la population neuronale activée par un point dans le champ visuel, occuper une zone de taille relativement constante quelle que soit la position des stimuli. Nos résultats ont montré une tendance vers une uniformité des distances seuil pour un effet global, lorsqu'elles étaient exprimées en coordonnées colliculaires, étant environ de l'ordre de 0.9 mm. Cette

distance seuil serait concordante avec les résultats rapportés sur la taille des champs récepteurs des neurones du colliculus supérieur chez le primate, à savoir environ 1 mm (voir Ottes et al., 1986).

Néanmoins, bien que cette taille constante tendait à se retrouver quel que soit l'angle de présentation des stimuli, elle ne valait pas pour l'angle de 22.5° ; dans cas, la taille estimée était supérieure à 1 mm. Ceci était probablement dû à la représentation biaisée vers l'horizontal de cet axe. Par ailleurs, nous avons observé des différences dans les tailles colliculaires seuil pour des stimuli présentés sur l'axe horizontal à 2° et 4° , et entre $2-4^\circ$ et 0.5° au travers de nos différentes expériences. Ces différences ne sont pas prédites par l'hypothèse du codage distribué. L'on pourrait argumenter que cette diminution de l'effet global lorsque les distracteurs étaient présentés en fovéa est dû à la simple conséquence de l'augmentation de la latence lors de stimulations fovéale. Mais, une analyse détaillée des données présentées au chapitre 2, nous a permis d'écarter cette interprétation en terme d'échange vitesse/précision. Une autre possibilité serait que les champs d'intégration spatiale seraient très restreints au niveau de la fovéa, ce qui serait en lien avec les différences neuronales observées entre la zone rostrale et la zone caudale. En effet, bien que cela soit discuté, la zone rostrale semble composée de neurones qui montrent une décharge tonique durant les temps de fixation, en opposition avec les neurones de mouvement qui eux montrent une décharge avant et pendant l'exécution de la saccade (voir Section 1.1.1 ; Munoz & Wurtz, 1993a, 1993b). Les dits neurones de fixation, se trouvent principalement au niveau de la zone rostrale du colliculus codant pour la zone fovéale (jusqu'à environ 2° du centre de la fovéa). Ils se trouveraient donc activés en plus grand nombre lors de la présentation d'un stimulus dans la région fovéale, en comparaison avec les neurones de mouvement, favorisant alors la fixation (ou l'augmentation de la latence), mais empêchant aussi l'apparition d'un effet global. Néanmoins, la seule réelle limitation de cette hypothèse est le fait suggéré par plusieurs études, que les neurones de fixation ne diffèrent pas fonctionnellement des neurones de mouvement (Krauzlis et al., 1997). Nous reviendrons sur ce point dans notre discussion sur la latence des saccades.

Des connexions excitatrices entre les sites activés ?

Plusieurs modèles ont proposé de rendre compte de l'effet global en termes d'interactions latérales entre les populations neuronales activées au sein de la carte motrice du colliculus supérieur (van Opstal & van Gisbergen, 1989 ; Arai et al., 1994 ; Wilimzig et al.,

2006 ; voir aussi Trappenberg et al., 2001 ; mais voir Findlay & Walker, 1999 ; Meeter et al., 2010). Ces interactions, soit locales et excitatrices, soit globales et inhibitrices seraient en partie responsables du codage spatial distribué au sein du colliculus et par conséquent de l'effet du centre de gravité (voir Section 1.1.2). Lorsque deux stimuli sont présentés dans le champ visuel, ils vont tous deux générer un pic d'activité au sein de la carte colliculaire, et lorsque ces deux stimuli sont suffisamment proches l'un de l'autre, les deux pics d'activité vont résulter, du fait des connexions excitatrices entre les deux populations neuronales activées en un seul pic d'activité. Celui-ci favorisera en retour l'exécution d'une saccade vers une position intermédiaire entre les deux stimuli. Nos résultats montrant que l'effet global tend à survenir lorsque la distance colliculaire entre la cible et le distracteur est en moyenne de l'ordre de 0.9 mm, alors que la portée des connexions excitatrices au sein des couches intermédiaires du colliculus supérieur chez le singe est de l'ordre de 1 mm semblent être compatibles avec cette hypothèse, bien que ne permettant pas à eux seuls de la valider. D'ailleurs, les quelques variations de la distance colliculaire, seuil, que nous avons observées lors du rapprochement des stimuli par rapport à la fovéa, jettent un doute sur cette hypothèse.

Effet global inter-colliculaire : champs récepteurs et interactions latérales.

Les résultats obtenus dans les études présentées au Chapitre 3, lorsque les stimuli étaient présentés dans le même hémichamp (droit ou gauche), suggéraient, en accord avec les études neurophysiologiques que les champs d'intégration spatiale sont allongés le long des différents axes et plus étirés que larges. Les études réalisées au Chapitre 4 nous ont permis de montrer que l'effet global n'est pas uniquement observable au sein d'un même hémichamp, mais qu'il peut aussi être observé en réponse à des stimulations bilatérales, c'est-à-dire lorsque la cible et le distracteur apparaissent à des positions en miroir autour de l'axe vertical. Comme nous l'avons rappelé plus haut, ce résultat est compatible avec les données neurophysiologiques montrant que les champs récepteurs des neurones proches de la représentation du méridien vertical au sein du colliculus supérieur tendent à traverser le méridien vertical. Néanmoins, contrairement aux données révélant un effet global au sein de l'hémichamp droit ou gauche, cet effet ne semble pas être sous-tendu par des connexions excitatrices. Les données de la littérature ont montré qu'il existe des connexions horizontales entre les deux colliculi. Cependant, celles-ci sont principalement inhibitrices, à l'exception des connexions rostro-rostrales, qui elles sont excitatrices (Munoz & Istvan, 2008). Des auteurs ont envisagé que des interactions excitatrices de plus longue portée entre les deux

colliculi sous-tendraient l'exécution de saccades verticales (Olivier et al., 1998 ; voir aussi Robinson, 1972), mais il ne semble pas qu'il y ait à ce jour d'évidence pour cette hypothèse. De plus, le fait que l'effet global que nous ayons observé entre hémichamps gauche et droit était relativement faible en comparaison avec celui rapporté le long de l'axe horizontal pour des excentricités comparables (Chapitre 3) semble contredire l'idée qu'il était sous-tendu par des connexions excitatrices entre les deux colliculi.

Conclusion : Effet global et phénomène d'intégration spatiale

Nos résultats suggèrent en accord avec l'hypothèse commune aux différents modèles de production des saccades que l'effet global est bien déterminé par des mécanismes d'intégration spatiale tels que ceux décrits au niveau du colliculus supérieur. Il serait le reflet du codage spatial distribué au sein de cette structure et ainsi résulterait des propriétés des neurones tapissant les différentes couches du colliculus. Un certain nombre de questions restent néanmoins sans réponse. Premièrement, il n'est pas encore clair que ce codage spatial distribué, et ainsi l'effet global, soit sous-tendu par des interactions latérales au sein de la carte colliculaire. Deuxièmement, l'absence d'une parfaite invariance de la taille de l'image des champs récepteurs au niveau de la carte oculomotrice amène à s'interroger sur le possible rôle d'un système de fixation dans la détermination de la métrique des saccades ou bien encore sur la parfaite correspondance entre les propriétés du colliculus supérieur chez l'homme et chez le primate.

2.1.2. Rôle des stratégies visuelles

La plupart des études ayant porté sur l'effet du centre de gravité en rende compte en terme d'effet de bas niveau, lié aux codages spatial au niveau de la carte colliculaire, et les études rapportées dans ce travail de thèse ne font pas exception à la règle. Toutefois, certains auteurs pensent que l'effet global ne serait pas qu'un simple effet de bas niveau, mais que d'autre processus, de type endogènes, pourraient rentrer en jeu. Ces auteurs entendent principalement par processus endogènes des processus de haut niveau, guidés par les attentes des participants ainsi que par les éventuelles stratégies qu'ils pourraient mettre en place dans un souci d'économie du système. He et Kowler (1989) ont proposé justement de rendre compte de l'effet global observé par eux-mêmes mais aussi par Ottes et al. (1985), en termes de stratégies visuelles. Selon He et Kowler (1989), si le participant génère une saccade qui va

atterrir entre les deux stimuli, c'est tout simplement parce qu'il ne sait pas précisément où se trouve la cible, et par conséquent qu'il ne sait pas vers où diriger son regard. Dans ce cas, atterrir entre les deux stimuli permet de s'approcher le plus près possible de la position correcte. Lorsqu'un distracteur et une cible sont présentés et que la direction pour la saccade n'est pas connue à l'avance, diriger son regard entre les deux directions possibles serait à la fois économique pour le système, mais également stratégiquement optimal. Dans les études réalisées au Chapitre 4 de ce travail de thèse, nous avons réalisé trois études similaires à celles réalisées par He et Kowler (1989), à savoir une stimulation en miroir autour de l'axe vertical, et pour comparaison avec l'étude réalisée par Ottes et al. (1985), nous avons aussi testé l'effet d'une stimulation en miroir autour de l'axe horizontal (Expérience 3). L'un de nos objectifs était de déterminer si ces conditions particulières, qui comme nous l'avons vu génèrent un effet global de bas niveau modeste, peuvent faciliter l'émergence de stratégies visuelles en direction du centre de la configuration visuelle, comme l'ont proposées He et Kowler (1989). Etant donné que l'ensemble des modèles envisagent une influence des processus endogènes et des attentes sur la métrique des saccades, mais seulement comme le moyen de renforcer l'activité neuronale générée par la cible et ainsi faciliter les processus de sélection pour une visée précise, aborder cette question était d'autant plus critique.

2.1.2.1. L'effet global peut aussi refléter des stratégies visuelles

Dans l'étude 1 rapportée au Chapitre 4, la cible et le distracteur étaient présentés simultanément de part et d'autre de l'axe vertical, et la prédictibilité de la position de la cible était maximale puisqu'elle apparaissait toujours soit à droite, soit à gauche au sein d'un bloc d'essais. Le seul facteur d'incertitude était lié à l'excentricité de la cible (qui variait de 0.5° à 4°) par rapport au point de fixation ainsi que l'angle de la cible par rapport au méridien vertical (variant de 10° à 90°). Nous avons observé une légère déviation de la position d'atterrissage de la saccade initiale en faveur de l'axe vertical, ce qui suggérait un effet global. Néanmoins, en comparaison avec les observations faites lors de la présentation de stimuli le long de l'axe horizontal, l'effet global était fortement amoindri et les saccades qui atterrissaient juste entre les deux stimuli, c'est-à-dire purement sur l'axe verticale étaient rares. Cette quasi absence de saccades purement verticales ne pouvait provenir du fait que les participants étaient incapables d'effectuer de telles saccades puisque les résultats observés dans l'étude 2 ont révélé que les participants effectuaient des saccades très précises présentées le long du méridien vertical. Comme nous l'avons exposé ci-dessus, cela était

vraisemblablement le reflet des propriétés des neurones du colliculus supérieur, bien que comme l'ont suggéré les données de l'expérience 2, la prédictibilité de l'hémichamp dans lequel la cible allait apparaître contribuait aussi, au moins légèrement à réduire la déviation du regard vers le méridien vertical. En effet, lorsque la condition contrôle dans laquelle la cible était présentée sur le méridien vertical était mixée avec les conditions expérimentales, cible-distracteur, dans lesquelles la cible apparaissait dans un hémichamp donné, la saccade avait tendance à être légèrement biaisée vers la position attendue de la cible (voir Figure 9, Chapitre 4).

Dans l'étude 3 du Chapitre 4, nous avons donc fait varier la prédictibilité de la position de la cible pour tester si, comme prédit par He et Kowler (1989), l'effet du centre de gravité était plus susceptible d'apparaître lorsque la position de la cible était fortement imprévisible. Nous avons également différencié la présentation dans les deux hémichamps contralatéraux (condition verticale) et au sein d'un seul hémichamp (condition horizontale), afin de contraster également nos résultats avec ceux de Ottes et al. (1985). Nous avons observé que la présentation simultanée de deux stimuli visuels de part et d'autre du méridien vertical ainsi que du méridien horizontal entraînait un effet global, mais surtout lorsque la prédictibilité de l'hémichamp de la cible était minimale. Lorsque la prédictibilité de l'hémichamp de la cible était maximale, seules de faibles déviations vers l'axe médian étaient observées, et presque uniquement dans la condition verticale. Ces résultats semblent concorder avec l'hypothèse formulée par He et Kowler (1989), et sont donc en désaccord avec l'interprétation bas niveau des données de Ottes et al. (1985). Un effet global peut être produit principalement du fait de stratégies visuelles, que ce soit verticalement ou horizontalement. Ces stratégies seraient sans doute mises en jeu lorsque les mécanismes d'intégration spatiale ne seraient pas assez forts, comme tel est le cas lors d'un conflit dans la direction de la saccade.

Ces résultats sont particulièrement importants car ils remettent en cause l'hypothèse formulée dans les modèles de production des saccades, selon laquelle les processus endogènes servent principalement à faciliter la sélection de la cible, cela en renforçant l'activité neuronale au sein de la carte colliculaire, à la position codant pour la cible. Ici, nous avons mis en évidence que des processus endogènes mènent de la même façon que des processus exogènes, à positionner le regard entre la cible et le distracteur.

2.1.2.2. L'effet global n'est pas seulement le reflet de stratégies visuelles

Si l'effet global peut être effectivement modulé par des processus de haut niveau, il n'en reste pas moins que de nombreux résultats montrent que l'effet est principalement soutenu par des facteurs de bas niveau. L'on pourrait se demander si les résultats observés dans les études qui ont montré un effet global n'étaient finalement pas biaisées ne permettant pas l'intervention de processus de haut niveau, guidés notamment par des incertitudes concernant la position de la cible. Comme nous venons de le voir, les études qui ont présenté les stimuli cible et distracteur dans deux hémichamps opposés (gauche vs. droit mais aussi comme nous l'avons montré haut vs. bas) ont mis en évidence un effet global qui reflète principalement des processus de haut niveau. Il reste à savoir néanmoins si un effet global résultant essentiellement de stratégies visuelles ne peut s'observer que lorsqu'il y a un conflit, une incertitude en ce qui concerne la direction de la saccade à réaliser. Nous allons donc réexaminer ici le rôle des processus endogènes dans la production d'un effet global, en nous intéressant à quelques unes des études, y compris les nôtres, ayant mis en évidence un effet du centre de gravité à partir de la présentation de deux stimuli dans un même hémichamp et dans la même direction. Notre objectif ici est de voir dans quelle mesure les résultats obtenus dans ces études pourraient être interprétés non pas en termes de mécanismes d'intégration spatiale, mais en termes de stratégies visuelles.

Findlay (1982) ne précisait pas quelle était la cible pour la saccade ; les deux stimuli présentés étaient deux cibles à fixer successivement. Cela pourrait effectivement laisser penser que l'effet global qu'il a observé était juste dû au fait que le participant ne savait pas vraiment où diriger son regard, et dans le doute l'amenait à une position intermédiaire entre les deux stimuli possibles. Cependant, Findlay a observé un effet de la taille des stimuli, c'est-à-dire que la saccade était biaisée en faveur de la cible la plus grande. Or, si l'effet global qu'il avait observé était dû à des phénomènes de haut niveau, alors les yeux auraient dû être biaisés en faveur de la cible la plus petite, celle qui était la moins visible. Dans l'étude de Walker et al. (1997), les auteurs ont observé une déviation uniquement pour les plus petits angles de séparation, or, si effectivement l'effet était dû à des stratégies visuelles, Walker et al. (1997) auraient dû observer un effet global quelle que soit la séparation angulaire entre les stimuli (voir aussi les études 1a et 1b du Chapitre 4). De plus, dans les conditions où le distracteur et la cible étaient présentés sur l'axe horizontal, la cible pouvait apparaître à des positions où le distracteur était présenté à d'autres essais, mais le fait est que la cible était toujours plus excentrée que le distracteur et cela réduisait l'incertitude concernant sa position.

De plus, Coëffé et O'Regan (1987) ont montré que l'effet global était plus fort lorsque la cible apparaissait à une position aléatoire au sein d'une chaîne de caractères, et par conséquent lorsque les lettres de la chaîne étaient à certains essais un distracteur, et à d'autres une cible pour la saccade. Néanmoins, même si l'effet global était diminué lorsque la position de la cible était complètement prédictible, il ne l'était que légèrement, et il n'était de toute façon pas annihilé. Leurs résultats suggèrent en fait une contribution bien plus importante des mécanismes de bas niveau que des processus de plus haut niveau.

Dans les études que nous avons réalisées, excepté pour les études rapportées au Chapitre 4, le distracteur et la cible étaient toujours présentés dans la même direction et toujours sur le même axe. Qui plus est, comme dans les expériences menées par Walker et al. (1997), la cible, bien qu'apparaissant à certains essais à l'emplacement potentiel d'un distracteur, était toujours plus excentrée que le distracteur ; cela réduisait donc l'incertitude concernant sa position. De plus, nous avons observé des variations de l'effet en fonction de la distance des stimuli. Or, si de quelconques stratégies avaient été mises en place par les participants, nous n'aurions pas du a priori, observer un effet de distance. De plus, le fait que nous ayons obtenu un effet global même lorsque le distracteur était seulement à une excentricité de 1 ou 2° est incompatible avec une interprétation en termes d'incertitude de position de la cible ; en effet, dans ces cas particuliers, la visibilité du distracteur était presque maximale, et il était donc aisé pour les participants de le distinguer visuellement de la cible.

Par contre, la quasi-absence d'un effet global lorsque le distracteur était présenté presque au centre de la fovéa, à une excentricité de 0.5°, comme dans les études 2a et 2b du Chapitre 2, pourrait en théorie être interprétée dans ces termes. Cependant, le fait qu'un distracteur présenté à cette position entraînait aussi une augmentation de la latence de la saccade, suggère que la forte réduction de l'effet global dans ce cas ne reflétait pas la facilité avec laquelle le distracteur pouvait être distingué de la cible. Par ailleurs, nous avons envisagé la possibilité que l'effet global réduit pour un distracteur présenté à une excentricité de 0.5° était dû à des facteurs attentionnels. Etant donné que seulement 10% des essais présentaient la cible dans la zone fovéale, cela pouvait éventuellement amener les participants à développer certaines stratégies comme sélectionner une zone attentionnelle excluant la zone fovéale pour programmer leur saccade et éviter ainsi l'effet perturbant du distracteur pour la métrique. Cependant, si tel était le cas, l'effet global aurait dû être plus fort dans l'étude 3 rapportée au même Chapitre, puisque dans cette expérience le distracteur était présenté dans la zone fovéale dans 70% des essais. Or, nous avons obtenu pratiquement les mêmes effets que dans

les deux autres expériences. Par ailleurs, la réduction de l'effet global lorsque les stimuli sont présentés dans la zone fovéale a été rapportée aussi par Vitu et al. (2006), et ces auteurs proposent un autre argument contre l'hypothèse d'un filtrage attentionnel. Il s'agit de l'observation d'un nombre non négligeable de saccades de courte amplitude et de latence brève qui conservaient les yeux dans la zone fovéale. Ce résultat suggère donc la forte réduction de l'effet global lors de stimulations fovéale ne provient pas d'un filtrage de la zone fovéale.

Ainsi, il apparaît que les conditions optimales pour observer un effet global de bas niveau, principalement lié aux propriétés du colliculus supérieur, seraient lorsque les stimuli sont présentés dans un seul et même hémichamp, et qu'il n'y a aucune incertitude concernant la direction de la saccade. A l'inverse, présenter les deux stimuli dans des hémichamps opposés, ne permettrait d'observer que de maigres déviations du regard résultant de mécanismes d'intégration spatiale, et permettrait à des stratégies visuelles de haut niveau de produire des déviations du regard plus massives. En conclusion, il semble donc que l'effet global ait deux apparences, l'une de bas niveau reflétant les propriétés du système oculomoteur, l'autre de haut niveau reflétant les stratégies perceptives mises en place par les participants. Comme nous l'avons montré au Chapitre 4, ces deux formes d'effet global se distinguent d'une part par le fait que la première, mais pas la seconde varie en fonction de l'écartement entre les stimuli, et d'autre part par l'allure de la distribution des positions de fixation obtenues dans les conditions expérimentales. Un effet global de bas niveau se caractérise par des distributions dont l'étalement est comparable à celui observé dans les conditions contrôles où la cible est présentée seule, sans distracteur. Un effet global stratégique se caractérise par des distributions déformées, englobant les positions de la cible, du distracteur et les positions intermédiaires.

2.1.3. Conclusion

Un des objectifs de ce travail de recherche était de déterminer les processus sous jacents au calcul de la métrique des saccades. Nous avons voulu tester l'hypothèse acceptée par la plupart des modèles, selon laquelle l'effet global, ou effet du centre de gravité, reflèterait le codage spatial distribué au sein du colliculus supérieur. Les résultats que nous avons obtenus confirment cette hypothèse, et donc les bases colliculaires liées à l'effet global, en montrant que les champs d'intégration spatiale partagent un certain nombre de propriétés avec les champs récepteurs des neurones du colliculus supérieur. De plus, nous avons obtenu

quelques preuves, encore maigres, pouvant suggérer le rôle des interactions latérales excitatrices au sein des populations neuronales activées.

Nous sommes conscients que les résultats obtenus reposent uniquement sur des données comportementales et la cartographie de l'effet global que nous avons réalisée ne permet en aucun cas d'affirmer qu'elle illustre les propriétés exactes du codage neural de l'espace au niveau du colliculus supérieur chez l'homme. Toutefois, la similarité de nos données avec les données de la neurophysiologie du colliculus supérieur chez le singe est encourageante. Il est par ailleurs important de noter que l'effet global n'est pas uniquement un phénomène de bas niveau, et que dans certaines conditions au moins, il serait essentiellement le produit de processus endogènes, liés directement aux attentes et aux stratégies élaborées par les participants.

2.2. La latence des saccades : L'effet des distracteurs proches et éloignés

2.2.1. Rôle prédominant de l'excentricité des stimuli

Comme nous l'avons décrit précédemment, les différents modèles reposent sur des mécanismes fondamentalement différents pour rendre compte de la latence des saccades, et ils divergent quand au facteur critique qui serait responsable de l'effet des distracteurs éloignés. Selon l'hypothèse de fixation formulée initialement par Walker et al. (1997) et développée dans le modèle de Findlay et Walker (1999), le facteur critique à prendre en compte pour la latence des saccades serait la position relative des stimuli par rapport à la fovéa. Cette hypothèse repose sur la notion de compétition entre un système de fixation, activé principalement par des stimuli présentés en fovéa, et moins par des stimuli se situant jusqu'à 10° en périphérie, et un système de mouvement, activé exclusivement par les stimuli présentés en périphérie. Ce serait la résolution de la compétition entre ces deux systèmes qui déterminerait le moment de départ de la saccade ; celle-ci surviendrait plus ou moins tardivement selon le degré d'activation du système de fixation par le distracteur et par conséquent selon sa position par rapport à la cible pour la saccade.

A l'inverse, l'autre hypothèse, celle des interactions latérales, proposée par exemple dans le modèle de Trappenberg et al. (2001), et reposant sur des données neurophysiologiques (e.g. Dorris et al., 2007), propose que la latence des saccades serait déterminée par des connexions excitatrices locales et des connexions inhibitrices de longue portée entre les

neurones du colliculus supérieur. Les premières mises en jeu avec des stimuli spatialement proximaux entraîneraient un déclenchement plus rapide de la saccade, alors que les secondes, intervenant lorsque la séparation angulaire entre les deux stimuli est élevée, retarderaient le départ de la saccade.

L'un des objectifs de ce travail de thèse a donc été d'essayer de faire la distinction entre l'hypothèse des interactions latérales et celle d'un système de fixation. Pour ce faire, nous avons tenté de déterminer si la variable critique rendant compte de la latence des saccades effectuées vers une cible accompagnée d'un distracteur est la distance séparant les deux stimuli présentés ou bien alors leurs positions relatives sur la rétine. Nous avons contrasté ces prédictions pour des distracteurs présentés soit dans l'hémichamp controlatéral à la cible, soit dans le même hémichamp.

2.2.1.1. Distracteur controlateral (ou éloigné)

L'ensemble des résultats que nous avons obtenus ont montré en accord avec les données de Walker et al. (1997), qu'un distracteur présenté dans l'hémichamp contralateral à la cible ralentissait significativement le déclenchement de la saccade, et que le facteur critique était l'excentricité de la cible et du distracteur et non pas la distance qui les séparait. Tout d'abord, les données de l'étude 1 rapportée au Chapitre 2, ont révélé pour une gamme d'excentricités du distracteur (0 à 3°) plus restreinte que dans l'étude originale de Walker et al. (1997) que l'effet du distracteur, comme mesuré par la différence de latence entre la condition expérimentale avec distracteur, et la condition contrôle sans distracteur, diminuait à mesure que le distracteur s'éloignait du centre de la fovéa, et ce quelle que soit la distance le séparant de la cible. La distance angulaire ne produisait en fait aucune variation significative de l'effet.

Walker et al. (1997) avaient précédemment observé une telle augmentation de la différence de latence en fonction de l'excentricité du distracteur, mais leur conclusion reposait principalement sur la manipulation de l'excentricité du distracteur et de la cible, mais ils n'avaient pas contrôlé la distance séparant les deux stimuli ; ainsi lorsque l'excentricité de l'un des stimuli variait, la distance entre les deux variait et il était donc difficile de dissocier les contributions respectives de chacun des deux facteurs. La nouveauté ici était de manipuler orthogonalement l'excentricité et la distance cible-distracteur, et de montrer que seul le premier facteur jouait un rôle. Nous avons par ailleurs ré-analysé les données a posteriori en

fonction de la distance colliculaire entre les stimuli, prenant donc en compte le fait que deux stimuli séparés par une même distance angulaire vont se projeter de façon plus ou moins distante sur la carte colliculaire selon leur excentricité par rapport à la fovéa. Les résultats ont donné lieu à un pattern exactement opposé aux prédictions de l'hypothèse des interactions latérales, à savoir que l'effet du distracteur tendait à augmenter, et non pas diminuer, avec la distance colliculaire. De plus, la variabilité restait importante et la relation moins claire que lorsque nous avons représenté la différence de latence en fonction du ratio (ou rapport d'excentricité du distracteur et de la cible). De la même façon que Walker et al. (1997), nous avons observé que plus le ratio augmentait, et ainsi plus le distracteur avait une excentricité similaire à la cible, plus l'effet du distracteur diminuait, pour un atteindre un plancher pour des ratios égaux ou supérieur à 1 (voir Figure 2.2).

Aucun de ces résultats ne semble pouvoir s'expliquer en termes d'interactions latérales. A l'inverse, l'hypothèse d'un système de fixation semble pouvoir rendre compte de l'ensemble des effets observés. Plus l'excentricité du distracteur en comparaison avec celle de la cible serait faible, plus il activerait les neurones de fixation, et/ou plus il renforcerait l'activité du système de fixation, aux dépens de l'activité de mouvement dépendant principalement de la cible, ce qui aurait pour conséquence de retarder d'autant plus le départ de la saccade.

L'augmentation de la latence lorsque le distracteur était présenté dans l'hémichamp opposé ainsi que dans la zone fovéale a également été observée dans les études 2a et 2b ainsi que dans l'étude 3 rapportées au Chapitre 2 et semble d'autant plus renforcer l'hypothèse d'un système de fixation. Lorsque le distracteur était présenté à une excentricité de 0.5° et que la cible était présentée dans la zone fovéale controlatérale, c'est-à-dire aussi à une excentricité de 0.5° , la latence observée était maximale et l'effet du distracteur en comparaison avec la condition contrôle, sans distracteur, était maximal lui aussi. L'effet de ce distracteur controlatéral diminuait lorsque la cible était plus distante, mais cela n'était pas l'effet de la distance à proprement parler, mais plutôt l'effet d'une stimulation graduellement moins importante en fovéa. Ce résultat ne pouvait en effet pas être interprété simplement en termes d'interactions latérales. Les connexions entre les deux colliculi sont pour la plupart inhibitrices, mais elles tendent à être excitatrices entre les deux régions rostrales (Munoz & Istvan, 1998). Ainsi lorsque le distracteur et la cible apparaissaient dans la région fovéale, le déclenchement de la saccade aurait dû être facilité, et non retardé. La seule possibilité pour réconcilier les deux positions théoriques, serait de supposer que l'effet inhibiteur du

distracteur dans ce cas particulier provenait de connexions excitatrices entre des neurones de fixation.

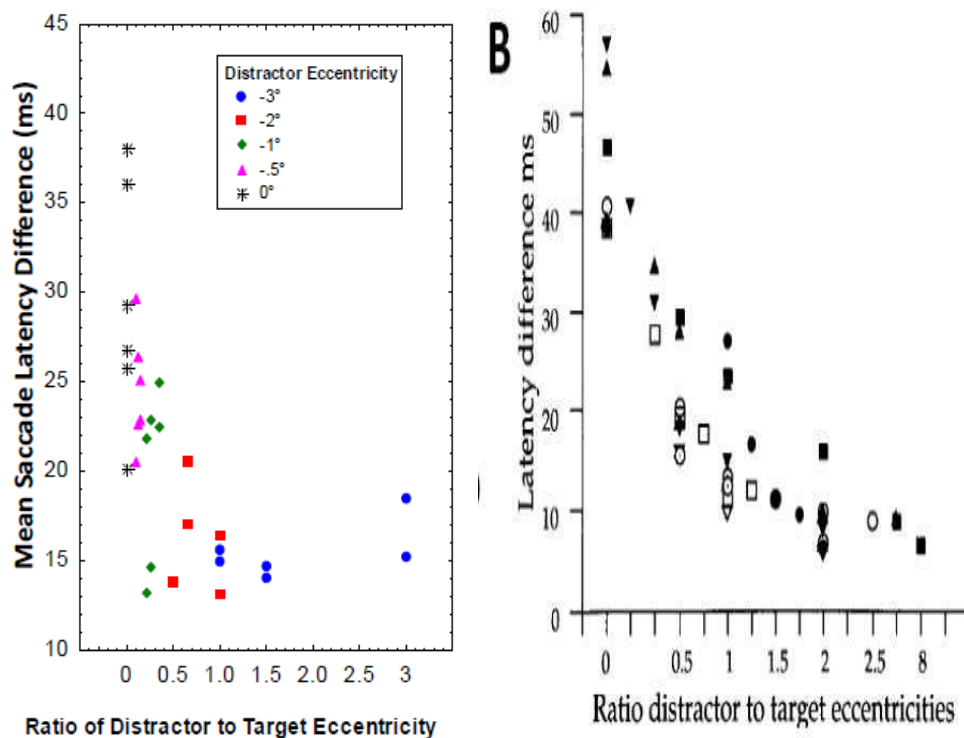


Figure 2.2. Différence moyenne de latence en fonction de l'excentricité du distracteur dans l'expérience 1 du Chapitre 2 et au travers des différentes expériences rapportées par Walker et al. (1997).

Enfin, lors des études 1 et 2 rapportées au Chapitre 4, nous avons observé qu'un distracteur controlatéral présenté à une position en miroir de la cible, avait un effet inhibiteur à nouveau beaucoup plus important lorsqu'il apparaissait dans la région fovéale (0.5 et 1°) et ce d'autant plus lorsque la cible était elle aussi dans la région fovéale, que lorsque les stimuli étaient présentés en dehors de cette région. Ces résultats confortent donc l'interprétation proposée ci-dessus en termes d'activité de fixation, doublement renforcée. Ainsi, même lorsque les stimuli ne sont pas présentés sur l'axe horizontal, les mêmes tendances sont observées, tout étant question de la quantité de stimulation dans la partie centrale de la zone fovéale.

2.2.1.2. Distracteur ipsilateral (proche et éloigné)

Comme l'ont révélé les études 2a-b et 3 rapportées au Chapitre 2 ainsi que les trois études présentées au Chapitre 3, l'effet d'un distracteur présenté dans le même hémichamp que la cible semble lui aussi pouvoir mieux s'expliquer en termes d'activité de fixation que d'interactions latérales. En effet, ces dernières amènent à faire la prédiction qu'un distracteur présenté dans le voisinage de la cible et se projetant sur la carte colliculaire à une distance inférieure à la distance colliculaire maximale pour des interactions excitatrices, devrait systématiquement faciliter le départ de la saccade, alors qu'un distracteur plus éloigné devrait le retarder. Les résultats que nous avons obtenus n'ont pas permis de confirmer ces prédictions. Premièrement, les études présentées au Chapitre 2 ont révélé qu'un distracteur ipsilatéral présenté à une faible distance de la cible (< 1 mm colliculaire) n'avait pas un effet systématiquement facilitateur. Au contraire, il présentait tout un panel d'effets sur la latence en fonction de son excentricité ; il est à noter que ce résultat est aussi en désaccord avec la majeure partie des résultats de la littérature, qui montrent en général aucun effet du distracteur sur la latence (voir Section 3.2.2.1). Lorsque le distracteur était présenté dans une région de 1° autour de la fovéa, il ralentissait de façon significative le déclenchement de la saccade, quelle que soit la distance qui le séparait de la cible. Toutefois, l'augmentation de la latence était plus faible que lorsqu'il était présenté dans l'hémichamp opposé ou au niveau du point de fixation. Au fur et à mesure que le distracteur était présenté plus en périphérie, c'est-à-dire au-delà de 1° d'excentricité et jusqu'à 3° , son effet s'annulait, pour devenir ensuite très légèrement facilitateur, notamment lorsque sa distance par rapport à la cible était minime.

Les études présentées au Chapitre 3 n'ont pas permis non plus de mettre en évidence un rôle majeur de la distance entre les stimuli, et ont à nouveau révélé un effet beaucoup plus important de l'excentricité du distracteur, en dépit du fait que la gamme d'excentricités et de distances testées était beaucoup plus large que dans les expériences du Chapitre 2. Bien que la latence tendait à s'allonger à mesure que la distance entre le distracteur et la cible augmentait, l'effet du distracteur ne variait pas de manière consistante avec la distance. Par contre, on observait à nouveau une graduation des effets en fonction de l'excentricité du distracteur. Un distracteur présenté au centre de la fovéa augmentait systématiquement la latence de la saccade. Un distracteur présenté à une excentricité de 2° , avait un effet très légèrement facilitateur aux plus courtes distances (1°), puis un effet inhibiteur de plus en plus important à mesure que la distance qui le séparait de la cible augmentait. Enfin, un distracteur présenté à une excentricité de 4 ou 6° tendait à produire une facilitation plus grande aux très courtes

distances, ainsi qu'aux très grandes, et dans le reste des cas, n'entraînait aucune variation de la latence par rapport à la condition contrôle sans distracteur.

Par ailleurs, pour les deux séries d'études, des analyses complémentaires ont été effectuées pour mesurer a posteriori l'effet du distracteur en fonction de la distance colliculaire entre les stimuli. Comme nous pouvons le voir à la Figure 2.3 pour les données du Chapitre 3, la facilitation n'était pas spécifique aux distances colliculaires inférieures au 1 mm théorique pour des excitations latérales; elle n'était pas non plus spécifique aux distances colliculaires inférieures au seuil maximal estimé dans nos études pour un effet global (i.e. 0.91 mm), et inversement pour l'inhibition. Ainsi, il n'y avait pas de changement radical de l'effet du distracteur sur la latence en fonction d'une distance colliculaire critique comme nous l'avions observé pour la métrique des saccades. De plus, s'il y avait une tendance globale, en dépit de l'importante variabilité, pour que l'effet du distracteur devienne de plus en plus inhibiteur à mesure que la distance colliculaire augmentait, cela était principalement l'effet de l'excentricité du distracteur. En revanche, pour les deux séries d'études, l'effet du distracteur sur la latence diminuait de façon relativement consistante avec l'augmentation du ratio, confortant donc à nouveau les données rapportées par Walker et al. (1997), mais dans le cas cette fois de distracteurs ipsilatéraux, et proximaux selon leur définition (i.e. en deçà de $\pm 20^\circ$ de l'axe de la cible).

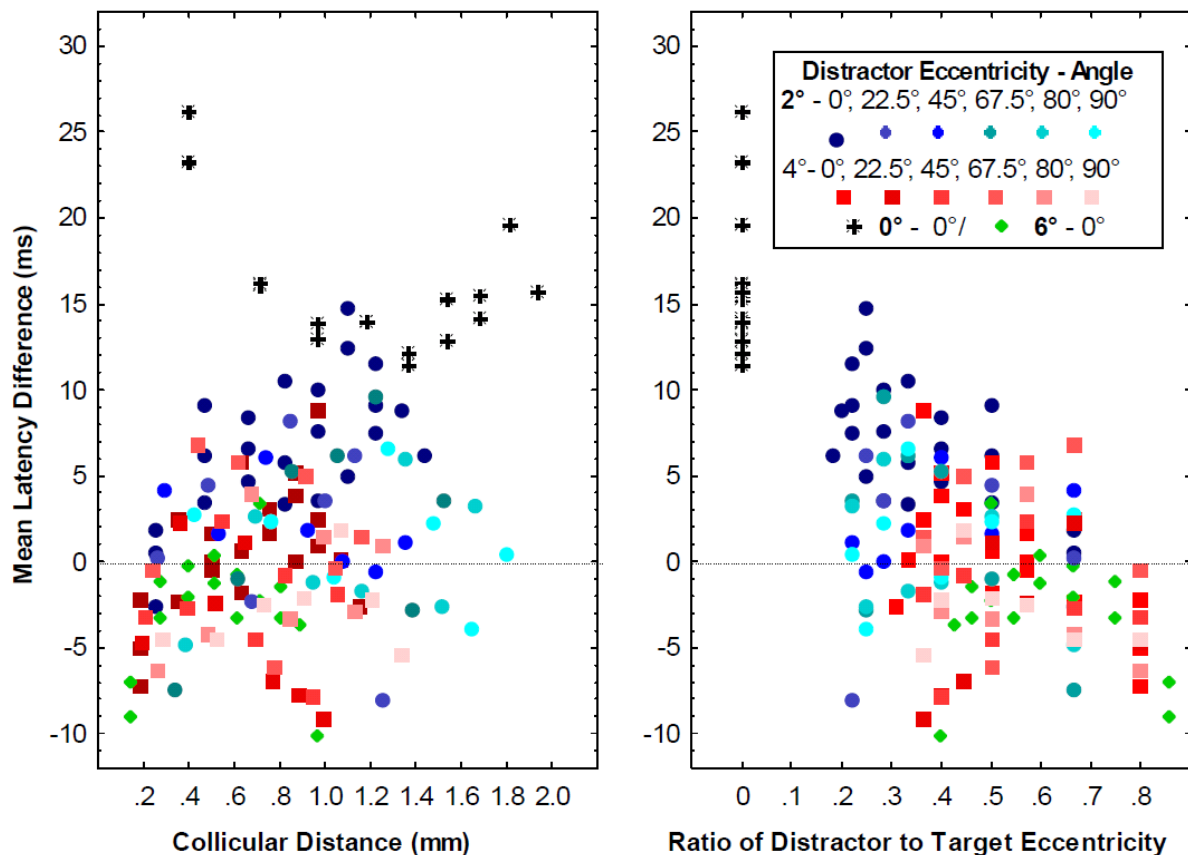


Figure 2.3. Différence de latence (en ms) en fonction de la distance colliculaire entre le distracteur et la cible (à gauche) et le rapport d'excentricité du distracteur et de la cible (à droite), pour les différentes combinaisons d'excentricités, de distance et d'angle de présentation, dans l'expérience 2 du Chapitre 3

Ainsi, contrairement aux prédictions de l'hypothèse des interactions latérales, l'effet d'un distracteur ipsilatéral ne présenterait pas de relation directe avec la distance entre le distracteur et la cible. Il serait au contraire fonction de l'excentricité du distracteur comparativement à celle de la cible, ce qui semble concorder avec l'hypothèse d'un système de fixation. Dans ce cadre, le départ de la saccade est fonction de la balance entre l'activité de fixation et l'activité de mouvement. Cette balance favoriserait la fixation et ainsi un retard du départ de la saccade lorsque l'activité de fixation est maximale, ce qui vraisemblablement serait le plus à même de survenir lorsque le distracteur est proche de la fovéa et qu'il active principalement des neurones de fixation. Puis, à mesure que le distracteur est présenté de façon plus périphérique, la balance entre l'activité de fixation et l'activité de mouvement se stabiliserait, cela en raison d'un renforcement modeste des activités de fixation et de mouvement par le distracteur. Ce ne serait que lorsque le distracteur apparaîtrait à une position très proche de la cible et que l'activité de mouvement serait plus fortement renforcée

(i.e. du fait de la fusion des deux pics d'activité en un seul pic intermédiaire), ou bien lorsque le renforcement de l'activité de fixation par le distracteur deviendrait négligeable ou bien encore lorsque l'activité totale de fixation serait trop faible (e.g. du fait de la trop grande excentricité de la cible et/ou du distracteur), que l'activité de mouvement gagnerait la compétition et favoriserait un départ plus rapide de la saccade.

L'étude des latences des saccades dans toutes les études réalisées au cours de ce travail de thèse semble donc converger en faveur de l'hypothèse d'un système de fixation. Comme l'ont proposé Walker et al. (1997), le facteur critique à prendre en compte pour prédire la latence des saccades serait la position relative des stimuli plus que la distance les séparant.

2.2.1.3. D'autres résultats critiques

L'argument principal avancé par Walker et al. (1997) contre l'hypothèse d'interactions latérales pour rendre compte de l'effet d'un distracteur éloigné repose sur les observations qu'ils ont réalisées en comparant l'effet d'un distracteur contralatéral et ipsilatéral. Ces auteurs ont observé que la taille de l'effet d'un distracteur contralatéral était du même ordre que celle d'un distracteur ipsilatéral. En d'autres termes, ces auteurs n'ont pas trouvé de différences dans l'effet d'un distracteur éloigné qu'il soit présenté dans le même hémichamp ou dans l'hémichamp opposé à ce celui de la cible. Or, selon l'hypothèse d'interactions latérales, le retard dans le déclenchement d'une saccade observé lorsque le distracteur est présenté dans l'hémichamp opposé à la cible viendrait des connexions longues distances inhibitrices entre les sites activés, qui dans ce cas seraient des connexions inter-colliculaires, qui transiteraient via l'espace commissural entre les deux zones rostrales des deux colliculi. Dans ce cas, l'on s'attendrait comme le soulignent Walker et al. (1997), à ce que l'effet du distracteur inhibiteur soit retardé dans le temps de par le trajet emprunté par les connexions, ce qui diminuerait son impact sur la latence. Par ailleurs, il a été rapporté que l'inhibition inter-colliculaire est plus faible que l'inhibition intra-colliculaire (e.g. Istvan & Munoz, 1998), ce qui devrait à nouveau prédire qu'un distracteur contralatéral a moins d'effet. Les résultats rapportés au Chapitre 2 semblent aller à l'encontre de cette prédiction car ils révèlent de façon générale, que l'effet d'un distracteur contralatéral est dans certains cas du même ordre et dans d'autres cas plus fort que l'effet d'un distracteur ipsilatéral éloigné. Par exemple, lorsque le distracteur était présenté à une excentricité de 0.5° dans l'hémichamp opposé à la cible (Expériences 2a-b), il donnait lieu à des latences plus longues qu'un distracteur présenté à 0.5° dans le même hémichamp et son effet, comme mesuré par la différence de latence entre

les conditions avec et sans distracteur, était plus fort, que celui du distracteur ipsilatéral, et ce quelle que soit la distance qui le séparait de la cible.

Par ailleurs, il est important de rappeler que nous avons observé que lorsque la cible était présentée seule dans la zone fovéale, la latence de la saccade était systématiquement augmentée, ce qui a déjà été observé dans les études sur la visée de cible isolée (pour des revues voir Findlay & Walker, 1999 ; Kowler, 1990) Cette observation est constante au travers de toutes nos études, et l'on remarque qu'à partir d'une excentricité d'environ 1.5° la latence de la saccade tend à se stabiliser autour de 180 ms. Elle fait écho à l'hypothèse d'un système de fixation pour rendre compte de l'effet des distracteurs éloignés. Une cible présentée dans la zone fovéale activerait à la fois des neurones de fixation ainsi que des neurones de mouvement, mais du fait de la plus grande densité des neurones de fixation dans la zone rostrale du colliculus, la balance favoriserait la fixation, retardant ainsi le départ de la saccade. De façon complémentaire, nous avons aussi observé que lorsque l'excentricité de la cible était très grande ($> 11^\circ$), comme lors des expériences 1a et 1b rapportées au Chapitre 3, la latence moyenne des saccades était aussi augmentée, bien que dans une moindre mesure que lors d'une cible présentée en région fovéale (voir aussi Kalesnykas et Halett, 1994). Cette tendance peut aussi s'expliquer en termes de compétition entre l'activité de fixation et l'activité de mouvement. Lorsque la cible est présentée très en périphérie, elle entraînerait seulement une faible augmentation de l'activité liée au système de mouvement, et par conséquent plus de temps serait nécessaire pour qu'elle déstabilise l'activité de fixation ou que l'activité du système de fixation soit revenue à un niveau de repos pour qu'une saccade puisse être déclenchée.

2.2.2. Favoriser l'hypothèse d'un système de fixation

L'un des objectifs de ce travail de thèse était de départager les hypothèses alternatives proposant de rendre compte de la latence des saccades dans le cas de la présentation simultanée d'une cible et d'un distracteur éloigné mais également proximal. Nous avons cherché à savoir si la variable critique à prendre en compte pour déterminer la latence des saccades était l'excentricité des stimuli ou la distance inter-stimuli. Nos résultats semblent pencher en faveur de l'hypothèse d'un système de fixation aux dépens de l'hypothèse des interactions latérales. Nous allons dans cette partie confronter notre conclusion aux autres données de la littérature, puis dans un second temps examiner dans quelle mesure l'hypothèse

mériterait peut être d'être revue du fait de certains résultats allant à l'encontre d'une dissociation entre neurones de fixation et neurones de mouvements.

2.2.2.1. Le rôle limité des interactions latérales

Les données que nous avons obtenues ne peuvent être interprétées en termes d'interactions latérales, tout au moins pas dans le cadre des modèles actuels reposant sur le principe d'interactions latérales. Tout d'abord, la distance angulaire séparant les stimuli ne montrait qu'un faible effet sur la latence des saccades, voir même pas d'effet du tout selon les études. De plus, et contrairement à ce que prédit l'hypothèse d'interactions latérales, il n'y avait pas de distance angulaire ou colliculaire seuil au-delà de laquelle l'effet d'un distracteur sur la latence passait d'excitateur à inhibiteur. En fait, contrairement aux prédictions faites par l'hypothèse d'interactions latérales, le facteur qui apparaissait comme étant le plus critique pour déterminer si le distracteur avait un effet sur la latence et dans quel sens, était l'excentricité du distracteur relativement à l'excentricité de la cible.

Ces données sont en accord avec celles rapportées par Walker et al. (1997), bien qu'elles aillent plus loin. Premièrement, elles permettent contrairement aux données de Walker et al. (1997) de rejeter complètement l'hypothèse selon laquelle la distance entre les stimuli est le facteur critique et ainsi d'affirmer le rôle prédominant de l'excentricité relative des stimuli. Deuxièmement, elles établissent clairement que la compétition entre système de fixation et système de mouvement ne rend pas uniquement compte de l'effet des distracteurs éloignés, i.e. les distracteurs situés en dehors de la zone de $\pm 20^\circ$ autour de l'axe de la cible, mais qu'elle rend aussi compte de l'effet des distracteurs proximaux sur la latence des saccades. Jusqu'alors, on considérait sur la base des travaux de Walker et al. (1997) et un certain nombre d'autres travaux, qu'un distracteur proximal ne pouvait affecter la latence d'une saccade (pour une revue voir l'article présenté au Chapitre 2), ce qui était déjà un argument contre l'hypothèse d'interactions latérales qui elle, prédisait une facilitation. Cependant, l'absence d'effet est un argument difficile car elle peut être due à une variété de facteurs et processus. En révélant qu'un distracteur proximal peut sous certaines conditions, avoir un effet inhibiteur et sous d'autres aucun effet ou bien un effet facilitateur, nos études ont apporté un argument plus fort contre l'hypothèse d'interactions latérales.

Il faut noter néanmoins qu'un certain nombre d'études n'ont pas réussi à mettre en évidence de variations de l'effet d'un distracteur éloigné, le plus souvent contralatéral, en

fonction du ratio (voir Section 3.2.2.1), ce qui reste en désaccord avec l'hypothèse d'un système de fixation. Par ailleurs, il est possible que les interactions latérales puissent entrer en jeu dans la compétition entre les neurones de fixation et les neurones de mouvement. En effet, il a été rapporté que de nombreuses connexions relient les neurones de la région rostrale d'un colliculus à sa région caudale et vice-versa (e.g. Munoz & Istvan, 1998). De plus, nous avons observé que lorsque la cible et le distracteur étaient tous deux présentés dans la partie centrale de la zone fovéale, la latence était beaucoup plus longue que lorsque seul le distracteur était présenté dans cette zone. Comme nous l'avons précédemment évoqué, il est fort probable que dans ce cas précis, le double renforcement de l'activité de fixation était relayé par des connexions excitatrices entre des neurones de fixations.

2.2.2.2. Système de fixation ou compétition de buts ?

La majeure partie des résultats que nous avons obtenus sont compatibles avec l'idée selon laquelle la région fovéale est une région jouant un rôle particulièrement critique notamment pour ce qui est du moment où une saccade va être déclenchée, et en ce sens, il semble que la notion de système, voire de neurones de fixation soit nécessaire. Premièrement, en accord avec les effets précédemment rapportés dans la littérature, nous avons montré qu'un distracteur contralatéral avait un effet inhibiteur sur la latence des saccades et que cet effet diminuait avec l'excentricité du distracteur et le rapport d'excentricité du distracteur et de la cible (Walker et al., 1997 ; Griffiths et al., 2006). Par ailleurs, nous avons répliqué pour le cas d'une cible présentée de manière isolée, l'effet de « cuvette » précédemment décrit par Kalesnykas et Hallet (1994), à savoir une augmentation de la latence pour les plus petites et les plus grandes excentricités de la cible. Les données que nous avons recueillies ont aussi révélé que la latence d'une saccade était d'autant plus augmentée lorsque la cible et le distracteur étaient tous deux présentés dans la partie centrale de la région fovéale (d'un rayon de 1 à 1.25°). De plus, elles ont permis de mettre en évidence toute une gamme d'effets différents d'un distracteur présenté dans le même hémichamp que la cible, et ces effets étaient à nouveau fonction principalement de l'excentricité du distracteur.

Toutefois, certaines données de la littérature vont à l'encontre de l'hypothèse d'une fonction spéciale des neurones de la région rostrale du colliculus supérieur, c'est-à-dire contre l'hypothèse d'une spécificité des neurones de fixation. Par exemple, Hafed et al. (2008) ont montré que l'inactivation de la zone rostrale du colliculus supérieur chez le primate non humain ne donnait pas lieu à un défaut de fixation, comme on l'aurait supposé, mais avait

plutôt tendance à biaiser l'estimation de la position de la cible. Quant à Hafed et al (2008), ils ont montré que les neurones situés dans la zone fovéale du colliculus supérieur montraient une augmentation de leur activité avant et pendant l'exécution de micro-saccades, et d'après Hafed, Goffart et Krauzlis (2009), ces neurones coderaient préférentiellement pour des saccades de petites amplitudes. Hafed et Krauzlis (2008) ont enregistré les neurones du colliculus supérieur chez le singe lors d'une tâche de poursuite d'une cible imaginaire située entre deux lignes verticales en mouvement, et ils ont observé que la décharge des neurones se trouvant dans la zone rostrale était modulée tandis que les neurones de la zone caudale ne montraient quasiment aucune modulation dans leur décharge. Ces résultats suggèrent donc que les neurones de la zone rostrale peuvent être actifs alors même que les yeux sont sans cesse en mouvement. De façon complémentaire, Hafed et al. (2008) ont également étudié les mouvements de poursuite vers une cible imaginaire présentée entre deux barres verticales mais en inactivant les différentes zones du colliculus. Ils ont observé que l'inactivation de la zone rostrale résultait en un décalage de la position de l'œil, mais cela n'engendrait aucun déficit de la poursuite ou de la fixation. L'ensemble de ces données suggère donc que le colliculus supérieur serait composé d'un continuum de neurones de la région rostrale à la région caudale, et que les neurones de la région rostrale ne seraient pas fonctionnellement différents des neurones de la région caudale.

Il se pourrait donc que les données que nous avons obtenues, notamment lors des études rapportées au Chapitre 2 puissent être expliquées par une autre hypothèse ne faisant pas appel à la notion de système de fixation, mais plutôt à la compétition entre différents buts, dont la résolution serait une saccade dirigée vers la position de la cible la plus probable (Krauzlis et al., 2004). Selon cette hypothèse, l'augmentation de la latence dans le cas de distracteurs éloignés serait vraisemblablement le résultat d'une compétition entre deux buts, celui représenté par la cible et celui représenté par le distracteur, et cela même lorsque le distracteur est présenté en fovéa du fait de la non particularité supposée ici des neurones codant pour cette région. Par ailleurs, l'augmentation de l'effet inhibiteur du distracteur à mesure que le distracteur se rapproche de la fovéa proviendrait du fait que la compétition serait de plus en plus biaisée en faveur du distracteur du fait de la magnification fovéale. Bien que plausible, cette hypothèse ne semble pas pouvoir rendre compte de l'ensemble de nos données. Premièrement, lorsque le distracteur était présenté dans l'hémichamp opposé à la cible, l'hémichamp de la cible restait le même au cours d'un bloc d'essais et était de ce fait maximalement prédictible. Cela aurait dû augmenter de façon anticipée le signal associé à la

position de la cible sur la carte colliculaire, et faciliter la résolution du conflit. Par conséquent, on aurait dû s'attendre à ce que l'effet du distracteur soit réduit en comparaison avec l'effet d'un distracteur ipsilatéral et ce quelle que soit son excentricité et la force du signal lui étant associé au niveau de la carte colliculaire. Or, comme nous l'avons noté plus haut, l'effet d'un distracteur contralatéral tendait à être plus fort que l'effet d'un distracteur ipsilatéral, et cela pour un même ratio entre l'excentricité du distracteur et l'excentricité de la cible (voir aussi Walker et al., 1997). Par ailleurs, dans l'étude 3 rapportée au Chapitre 2, nous avons augmenté la prédictibilité de la position de la cible dans une certaine zone, puisqu'elle apparaissait dans 70% des cas dans une zone inférieure à 1° autour de la fovéa. Nous aurions dû alors également observer une réduction de l'effet du distracteur en comparaison avec la condition utilisée dans les expériences 2a-b (Chapitre 2) où la cible n'était présentée que dans 10% des cas dans la zone fovéale. Or, nos résultats n'ont révélé aucune modification majeure de l'effet du distracteur sur la latence des saccades au travers de ces expériences. Enfin, lorsque le distracteur apparaissait dans le voisinage de la cible, à une distance suffisamment petite pour que les deux signaux s'intègrent en un seul signal intermédiaire et favorise un effet global, les deux buts résolus rapidement en un seul n'auraient en aucun cas dû favoriser un ralentissement du départ de la saccade dans certaines configurations. Ainsi, bien qu'il soit difficile à l'heure actuelle de complètement rejeter l'hypothèse d'une carte de but, cette hypothèse ne nous semble pas la plus appropriée pour rendre compte de l'ensemble de nos résultats.

Il est aussi possible de considérer un système de fixation sans faire appel à des neurones de fixation du colliculus supérieur. Selon Krauzlis et al. (1997) il y aurait un continuum entre les cellules de fixation et les cellules saccadiques, et selon Gandhi et de Keller (1997) ces deux types de cellules auraient des projections sur les neurones omnipause de la formation réticulée, bien qu'en plus grande densité pour les neurones de la région rostrale du colliculus. Ainsi, l'on peut supposer que le ralentissement du départ d'une saccade en présence d'un distracteur proviendrait non pas de l'activation de neurones de fixation, mais d'une forte augmentation de l'activité des neurones omnipause. C'est ce qu'ont proposé Walker et al. (1997) pour rendre compte de l'effet des distracteurs éloignés. Comme les neurones omnipause ne forment pas un système latéralisé, ils ont supposé que les neurones de fixation projeteraient sur les neurones omnipause, expliquant par ce biais pourquoi l'effet des distracteurs éloignés n'est pas plus important dans le cas d'un distracteur contralatéral que dans le cas d'un distracteur ipsilatéral éloigné.

3. Conclusion et perspectives

Les études menées dans ce travail de thèse avaient pour objectif de tester un certain nombre des hypothèses formulées par les différents modèles proposant de rendre compte de la programmation des saccades, lors de la visée d'une cible périphérique accompagnée ou non d'un distracteur. Elles ont permis d'avancer dans la compréhension des mécanismes responsables de deux effets robustes obtenus dans ce type de paradigme, d'une part l'effet global et d'autre part l'effet des distracteurs éloignés.

Pour la métrique des saccades, les résultats que nous avons obtenus ont confirmé, en accord avec l'hypothèse générale, que l'effet global reflète vraisemblablement les propriétés du codage spatial au sein du colliculus supérieur. Les enregistrements neuronaux chez l'animal ont permis d'observer que les neurones du colliculus supérieur ont des champs récepteurs larges, dont la taille et l'orientation varient en fonction de leur position par rapport à la fovéa. La mesure de la région dans laquelle deux stimuli génèrent un effet global et cela pour différentes positions des stimuli dans le champ visuel, nous a permis de montrer que les champs d'intégration spatiale ont des propriétés similaires en termes de taille et d'orientation. Ces données ne sont pas incompatibles avec les modèles supposant que le codage par population, et par conséquent l'effet global, reposent sur des interactions latérales excitatrices, mais elles ne permettent pas à ce stade de confirmer leur existence. Elles valident essentiellement l'hypothèse selon laquelle l'effet global est un effet bas niveau survenant très probablement au niveau du colliculus supérieur, tout en présentant l'intérêt de préciser les représentations de l'espace visuel au sein des cartes oculomotrices chez l'homme. Par ailleurs, comme nous l'avons montré aussi au cours de ce travail, l'effet global est un effet plus complexe que ce que l'on envisage classiquement. Il exprime le plus souvent des processus bas niveau, d'intégration spatiale, mais dans certaines conditions où les possibilités d'intégration spatiale sont réduites, comme au travers des hémichamps, il résulterait principalement de stratégies visuelles de plus haut niveau, visant à optimiser le traitement et les déplacements du regard.

Pour notre étude approfondie de la latence des saccades, elle a permis de remettre en cause les modèles supposant que le moment où une saccade est déclenchée dépend d'interactions latérales entre les neurones de la carte motrice du colliculus supérieur, à savoir des interactions excitatrices locales et des interactions inhibitrices de longue portée. L'effet d'un distracteur sur la latence des saccades vers une cible n'est pas fonction de la distance

séparant les stimuli, tant angulaire que colliculaire ; il est fonction de l'excentricité relative des stimuli par rapport à la fovéa. Cela vaut pour un distracteur présenté dans l'hémichamp controlatéral à la cible ; cela vaut aussi pour un distracteur présenté dans le même hémichamp que la cible. Plus le distracteur s'éloigne de la fovéa, et aussi plus son excentricité s'apparie à l'excentricité de la cible, plus son effet perturbateur diminue, et dans certains cas (i.e. lorsque le distracteur est présenté dans le même hémichamp que la cible et dans son voisinage), il parvient même à faciliter le départ de la saccade. L'ensemble de ces résultats trouve son explication dans l'hypothèse d'une compétition entre un système de fixation et un système de mouvement. Un distracteur fovéal activerait les neurones de fixation se trouvant principalement dans la région rostrale du colliculus supérieur, et cela ralentirait le déclenchement de la saccade. A mesure qu'il s'éloignerait de cette région, l'activité de fixation serait moindre et l'activité de mouvement prendrait progressivement le pas. Toutefois, certains auteurs ont remis en question l'hypothèse de neurones de fixation, et il semblerait nécessaire d'envisager, si l'hypothèse que nous maintenons s'avère juste, que le locus du système de fixation n'est pas au niveau du colliculus supérieur, mais au niveau des projections vers les neurones omnipause de la formation réticulée.

Bien que les études réalisées durant ce travail de recherche ont permis de mieux caractériser les facteurs influençant la programmation de la métrique et de la latence des saccades, ce travail est loin d'être complet. Des études futures seront nécessaires pour caractériser plus finement et de façon plus complète la cartographie des champs d'intégration spatiale, notamment en étudiant de façon plus approfondie les saccades obliques. En effet, nos travaux nous ont permis de fournir une cartographie assez détaillée des effets générés par des stimulations sur les axes obliques, horizontaux et verticaux, et des stimulations en miroir autour de l'axe vertical et horizontal. Cependant, il serait nécessaire d'étudier l'effet d'une stimulation en miroir autour des axes obliques ce qui permettrait de compléter la carte de saillance rétinotopique et d'estimer plus précisément la forme et la taille des champs récepteurs dans tout l'espace visuel.

De plus, notre approche gagnera à être complétée par l'étude de la trajectoire des saccades dans les différentes configurations cible-distracteur que nous avons testées. Tout comme pour l'effet du centre de gravité, il a été suggéré que les trajectoires de saccades reflèteraient la coopération / compétition entre les neurones codant pour la position de la cible et ceux codant pour la position du distracteur. Les mécanismes impliqués sont pour certains des mécanismes purement colliculaires, et pour d'autres le résultat de projections sur le

colliculus supérieur de régions corticales supérieures. L'étude de la trajectoire des saccades pourra nous renseigner sur les différents patterns d'activité au sein de la carte de saillance, leur interactions, mais pourra également illustrer les mécanismes inhibiteurs qui sont sensées avoir lieu lorsque deux régions de la carte de saillance sont activées par deux stimuli présentés à une grande distance l'un de l'autre.

Par ailleurs, il sera important de tester plus avant les prédictions faites par l'hypothèse d'une compétition entre un système de fixation et un système de mouvement pour une meilleure compréhension des mécanismes sous-jacents à la détermination de la latence mais aussi de la métrique des saccades et d'examiner dans quelle mesure cette compétition pourrait être relayée par des interactions latérales rostro-caudales. Une première étude, que nous n'avons pas rapportée dans ce travail de thèse, a par ailleurs été réalisée afin de répondre à cette question (Casteau & Vitu, 2011). Les résultats obtenus suggèrent que l'effet d'un distracteur périphérique sur la métrique et la latence d'une saccade dirigée vers une cible plus excentrée, serait inhibé par la présentation simultanée d'un distracteur fovéal. Ces résultats restent toutefois exploratoires et nécessiteront d'être confirmés ou infirmés par d'autres études contrôles.

Bibliographie

- Adler, S. A., Bala, J., & Krauzlis, R. J. (2002). Primacy of spatial information in guiding target selection for pursuit and saccades. *Journal of Vision*, 2(627-644).
- Arai, K., Das, S., Keller, E. L., & Aiyoshi, E. (1999). A distributed model of the saccade system: simulations of temporally perturbed saccades using position and velocity feedback. *Neural Netw*, 12(10), 1359-1375.
- Arai, K., Keller, E. L., & Edelman, J. A. (1994). Two-dimensional neural network model of the primate saccadic system. *Neural Netw*, 7, 1115-1135.
- Arai, K., McPeck, R. M., & Keller, E. L. (2004). Properties of saccadic responses in monkey when multiple competing visual stimuli are present. *J Neurophysiol*, 91(2), 890-900.
- Basso, M. A., Krauzlis, R. J., & Wurtz, R. H. (2000). Activation and inactivation of rostral superior colliculus neurons during smooth-pursuit eye movements in monkeys. *J Neurophysiol*, 84(2), 892-908.
- Basso, M. A., & Wurtz, R. H. (1998). Modulation of neuronal activity in superior colliculus by changes in target probability. *J Neurosci*, 18(18), 7519-7534.
- Becker, W. (1989). The neurobiology of saccadic eye movements. Metrics. *Rev Oculomot Res*, 3, 13-67.
- Becker, W., & Jürgens, R. (1979). An analysis of the saccadic system by means of double step stimuli. *Vision Research*, 19(9), 967-983.
- Behan, M., & Kime, N. M. (1996). Intrinsic circuitry in the deep layers of the cat superior colliculus. *Vis Neurosci*, 13(6), 1031-1042.
- Bell, A. H., Meredith, M. A., Van Opstal, A. J., & Munoz, D. P. (2006). Stimulus intensity modifies saccadic reaction time and visual response latency in the superior colliculus. *Experimental Brain Research*, 174, 1(53,59).
- Benson, V. (2008). A Comparison of Bilateral Versus Unilateral Target and Distractor Presentation in the Remote Distractor Paradigm. *Experimental Psychology*, 55(5), 334,341.
- Binder, M. D., Hirokawa, N., & Windhorst, U. (2008). *Encyclopedia of Neuroscience*: Springer.
- Born, S., & Kerzel, D. (2008). Influence of target and distractor contrast on the remote distractor effect. *Vision Research*, 48(28), 2805,2816.
- Born, S., & Kerzel, D. (2009). Congruency effects in the remote distractor paradigm: evidence for top-down modulation. *J Vis*, 9(9), 3 1-13.
- Born, S., & Kerzel, D. (2011). Time-course of feature-based top-down control in saccadic distractor effects. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 37(6), 1689-1699.
- Bruce, C. J., & Goldberg, M. E. (1985). Primate frontal eye fields. I. Single neurons discharging before saccades. *J Neurophysiol*, 53(3), 603-635.

- Bruce, C. J., Goldberg, M. E., Bushnell, M. C., & Stanton, G. B. (1985). Primate frontal eye fields. II. Physiological and anatomical correlates of electrically evoked eye movements. *Journal of Neurophysiology*, 54(3), 714-734.
- Buonocore, A., & McIntosh, R. D. (2008). Saccadic inhibition underlies the remote distractor effect. *Exp Brain Res*, 191(1), 117-122.
- Carpenter, R. H. (2001). Express saccades: is bimodality a result of the order of stimulus presentation? *Vision Res*, 41(9), 1145-1151.
- Casteau, S., & Vitu, F. (2009). *Evidence for and against a role of lateral interactions in saccade generation*. Poster presented at the 15th European Conference on Eye Movement.
- Casteau, S., & Vitu, F. (2011). *Mapping the distribution of neural activity in humans' oculomotor centres: A behavioural study*. Poster presented at the 16th European Conference on Eye Movements, Marseille.
- Casteau, S., & Vitu, F. (in preparation). Mapping spatial-integration fields and their images in the Superior Colliculus: the neural bases of saccade generation in humans.
- Castet, E. (2010). Perception of Intra-saccadic Motion. In U. J. Ilg & G. S. Masson (Eds.), *Dynamics of Visual Motion Processing* (pp. 231-239). Boston, MA: Springer US.
- Chanceaux, M., Guérin-Dugué, A., Lemaire, B., & Baccino, T. (2009). *A model to simulate web users' eye movements*. Paper presented at the INTERACT'09, International Conference on Human-Computer Interaction.
- Chou, I. H., Sommer, M. A., & Schiller, P. H. (1999). Express averaging saccades in monkeys. *Vision Res*, 39(25), 4200-4216.
- Coeffe, C., & O'Regan, J. K. (1987). Reducing the influence of non-target stimuli on saccade accuracy: predictability and latency effects. *Vision Res*, 27(2), 227-240.
- Colby, C. L., & Duhamel, J. R. (1991). Heterogeneity of extrastriate visual areas and multiple parietal areas in the macaque monkey. *Neuropsychologia*, 29(6), 517-537.
- Collewijn, H., Erkelens, C. J., & Steinman, R. M. (1988). Binocular co-ordination of human vertical saccadic eye movements. *J Physiol*, 404, 183-197.
- Coren, S., & Hoenig, P. (1972). Effect of non target stimuli upon length of voluntary saccades. *Perceptual and Motor Skills*, 34(2), 499,508.
- Cowey, A., & Rolls, E. T. (1974). Human cortical magnification factor and its relation to visual acuity. *Exp Brain Res*, 21(5), 447-454.
- Cynader, M., & Berman, N. (1972). Receptive-field organization of monkey superior colliculus. *J Neurophysiol*, 35(2), 187-201.
- Dafoe, J. M., Armstrong, I. T., & Munoz, D. P. (2007). The influence of stimulus direction and eccentricity on pro- and anti-saccades in humans. *Exp Brain Res*, 179(4), 563-570.
- Deubel, H. (1987). Adaptivity of gain and direction in oblique saccades. In J. K. O'Regan & A. Levy-Schoen (Eds.), *Eye movements: From physiology to cognition* (pp. 181-190). Amsterdam: Elsevier.
- Deubel, H., Wolf, W., & Hauske, G. (1984). The evaluation of the oculomotor error signal. In J. F. Gale AG (Ed.), *Theoretical and applied aspects of eye movement research* (pp. 55-62). Amsterdam: Elsevier North-Holland.

- Dorris, M. C., & Munoz, D. P. (1995). A neural correlate for the gap effect on saccadic reaction times in monkey. *J Neurophysiol*, 73(6), 2558-2562.
- Dorris, M. C., & Munoz, D. P. (1998). Saccadic probability influences motor preparation signals and time to saccadic initiation. *J Neurosci*, 18(17), 7015-7026.
- Dorris, M. C., Olivier, E., & Munoz, D. P. (2007). Competitive integration of visual and preparatory signals in the superior colliculus during saccadic programming. *J Neurosci*, 27(19), 5053-5062.
- Dorris, M. C., Pare, M., & Munoz, D. P. (1997). Neuronal activity in monkey superior colliculus related to the initiation of saccadic eye movements. *J Neurosci*, 17(21), 8566-8579.
- Doyle, M., & Walker, R. (2001). Curved saccade trajectories: voluntary and reflexive saccades curve away from irrelevant distractors. *Exp Brain Res*, 139(3), 333-344.
- DuBois, R. M., & Cohen, M. S. (2000). Spatiotopic organization in human superior colliculus observed with fMRI. *Neuroimage*, 12(1), 63-70.
- Engbert, R. (2006). Microsaccades: A microcosm for research on oculomotor control, attention, and visual perception. *Prog Brain Res*, 154, 177-192.
- Everling, S., & Fischer, B. (1998). The antisaccade: a review of basic research and clinical studies. *Neuropsychologia*, 36(9), 885-899.
- Findlay, J. M. (1981). Spatial and temporal factors in the predictive generation of saccadic eye movements. *Vision Res*, 21(3), 347-354.
- Findlay, J. M. (1982). Global visual processing for saccadic eye movements. *Vision Res*, 22(8), 1033,1045.
- Findlay, J. M., & Blythe, H. I. (2009). Saccade target selection: Do distractors affect saccade accuracy? *Vision Res*, 49(10), 1267-1274.
- Findlay, J. M., Brogan, D., & Wenban-Smith, M. G. (1993). The spatial signal for saccadic eye movements emphasizes visual boundaries. *Percept Psychophys*, 53(6), 633-641.
- Findlay, J. M., & Gilchrist, I. D. (Eds.). (2003). *Active Vision: The Psychology of Looking and Seeing*: Oxford University Press.
- Findlay, J. M., & Harris, L. R. (1993). Horizontal saccades to dichoptically presented targets of differing disparities. *Vision Res*, 33(7), 1001-1010.
- Findlay, J. M., & Kapoula, Z. (1992). Scrutinization, spatial attention, and the spatial programming of saccadic eye movements. *Q J Exp Psychol A*, 45(4), 633-647.
- Findlay, J. M., & Walker, R. (1999). A model of saccade generation based on parallel processing and competitive inhibition. *Behav Brain Sci*, 22(4), 661-674
- Fischer, B., & Boch, R. (1983). Saccadic eye movements after extremely short reaction times in the monkey. *Brain Res*, 260(1), 21-26.
- Fischer, B., & Ramsperger, E. (1984). Human express saccades: extremely short reaction times of goal directed eye movements. *Exp Brain Res*, 57(1), 191-195.
- Fischer, B., & Weber, H. (1993). Express Saccades and Visual Attention. *Behav. & Brain Sciences*, 16(3), 553-567.

- Fischer, B., Weber, H., Biscaldi, M., Aiple, F., Otto, P., & Stuhr, V. (1993). Separate populations of visually guided saccades in humans: reaction times and amplitudes. *Exp Brain Res*, 92(3), 528-541.
- Fukuda, K., Morii, M., Ohata, K., Ichiara, K., Ogura, S., Igari, D., et al. (2009). *What do we look at in a museum?* Paper presented at the 15th European Conference on Eye Movement, Southampton, United Kingdom.
- Gandhi, N. J., & Keller, E. L. (1997). Spatial distribution and discharge characteristics of superior colliculus neurons antidromically activated from the omnipause region in monkey. *J Neurophysiol*, 78(4), 2221-2225.
- Gilchrist, I. D. (2011). Saccades. In S. Liversedge, I. D. Gilchrist & S. Everling (Eds.), *Oxford Handbook of Eye Movements* (pp. 85-95). Oxford, England.
- Gilchrist, I. D., & Harvey, M. (2000). Refixation frequency and memory mechanisms in visual search. *Curr Biol*, 10(19), 1209-1212.
- Girard, B., & Berthoz, A. (2005). From brainstem to cortex: computational models of saccade generation circuitry. *Prog Neurobiol*, 77(4), 215-251.
- Gnadt, J. W., Bracewell, R. M., & Andersen, R. A. (1991). Sensorimotor transformation during eye movements to remembered visual targets. *Vision Res*, 31(4), 693-715.
- Godijn, R., & Theeuwes, J. (2002). Programming of endogenous and exogenous saccades: evidence for a competitive integration model. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 28(5), 1039-1054.
- Goffart, L. (2009). Saccadic Eye Movements In L. R. Squire (Ed.), *Encyclopedia of Neuroscience* (Vol. 8, pp. 437-444). Oxford: Academic Press.
- Goldberg, M. E., & Wurtz, R. H. (1972). Activity of superior colliculus in behaving monkey. I. Visual receptive fields of single neurons. *Journal of Neurophysiology*, 35(4), 542-559.
- Goldring, J., & Fischer, B. (1997). Reaction times of vertical prosaccades and antisaccades in gap and overlap tasks. *Exp Brain Res*, 113(1), 88-103.
- Griffiths, H., Whittle, J., & Buckley, D. (2006). The effect of binocular and monocular distractors on saccades in participants with normal binocular vision. *Vision Res*, 46(1-2), 72-81.
- Hafed, Z. M., Goffart, L., & Krauzlis, R. J. (2008). Superior colliculus inactivation causes stable offsets in eye position during tracking. *J Neurosci*, 28(32), 8124-8137.
- Hafed, Z. M., Goffart, L., & Krauzlis, R. J. (2009). A neural mechanism for microsaccade generation in the primate superior colliculus. *Science*, 323(5916), 940-943.
- Hall, W. C., & Lee, P. (1997). Interlaminar connections of the superior colliculus in the tree shrew. III: The optic layer. *Vis Neurosci*, 14(4), 647-661.
- Hallett, P. E. (1978). Primary and secondary saccades to goals defined by instructions. *Vision Research*, 18(10), 1279,1296.
- Hallett, P. E., & Adams, B. D. (1980). The predictability of saccadic latency in a novel voluntary oculomotor task. *Vision Res*, 20(4), 329-339.
- Hanes, D. P., & Schall, J. D. (1996). Neural control of voluntary movement initiationScience. *Science*, 274(5286), 427,430.

- Hayhoe, M., & Ballard, D. (2005). Eye movements in natural behavior. *Trends Cogn Sci*, 9(4), 188-194.
- Hayhoe, M. M., Lachter, J., & Moeller, P. (1992). Spatial memory and integration across saccadic eye movements. In K. Rayner (Ed.), *Eye Movements & Visual Cognition* (pp. 130-145): Springer Verlag,.
- He, P. Y., & Kowler, E. (1989). The role of location probability in the programming of saccades: implications for "center-of-gravity" tendencies. *Vision Res*, 29(9), 1165-1181.
- He, S., Cavanagh, P., & Intriligator, J. (1997). Attentional resolution. *Trends Cogn Sci*, 1(3), 115-121.
- Heywood, S., & Churcher, J. (1980). Structure of the visual array and saccadic latency: implications for oculomotor control. *Q J Exp Psychol*, 32(2), 335-341.
- Hooge, I. T., & Frens, M. A. (2000). Inhibition of saccade return (ISR): spatio-temporal properties of saccade programming. *Vision Res*, 40(24), 3415-3426.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J Physiol*, 160, 106-154.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1968). Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *J Physiol*, 195(1), 215-243.
- Hunziker, H. W. (2006). *In Auge Des Lesers, foveale und periphere Wahrnehmung: vom Buchstabieren zur Lesefreude*. Zurich: transmedia Stäubli Verlag
- Infante, C., & Leiva, J. (1986). Simultaneous unitary neuronal activity in both superior colliculi and its relation to eye movements in the cat. . *Brain Res*, 381(2), 390-392.
- Intriligator, J., & Cavanagh, P. (2001). The spatial resolution of visual attention. *Cogn Psychol*, 43(3), 171-216.
- Isa, T., & Hall, W. C. (2009). Exploring the superior colliculus in vitro. *J Neurophysiol*, 102(5), 2581-2593.
- Israel, I. (1992). Memory-guided saccades: what is memorized? *Exp Brain Res*, 90(1), 221-224.
- Kalesnykas, R. P., & Hallett, P. E. (1994). Retinal eccentricity and the latency of eye saccades. *Vision Res*, 34(4), 517-531.
- Kapoula, Z. (1985). Evidence for a range effect in the saccadic system. *Vision Res*, 25(8), 1155-1157.
- Karn, K. S., Moller, P., & Hayhoe, M. M. (1997). Reference frames in saccadic targeting. *Exp Brain Res*, 115(2), 267-282.
- Kingstone, A., & Klein, R. M. (1993). What are human express saccades? *Percept Psychophys*, 54(2), 260-273.
- Kirchner, H., & Thorpe, S. J. (2006). Ultra-rapid object detection with saccadic eye movements: visual processing speed revisited. *Vision Res*, 46(11), 1762-1776.
- Klein, R. M., & MacInnes, J. (1999). Inhibition of Return is a Foraging Facilitator in Visual Search. *Psychological Science*, 10(4), 346-352.
- Kowler, E. (1990). The role of visual and cognitive processes in the control of eye movement.. *Rev Oculomot Res*, 4, 1-70.

- Kowler, E., Anderson, E., Doshier, B., & Blaser, E. (1995). The role of attention in the programming of saccades. *Vision Res*, 35(13), 1897-1916.
- Kowler, E., & Blaser, E. (1995). The accuracy and precision of saccades to small and large targets. *Vision Res*, 35(12), 1741-1754.
- Krappmann, P., Everling, S., & Flohr, H. (1998). Accuracy of visually and memory-guided antisaccades in man. *Vision Res*, 38(19), 2979-2985.
- Krauzlis, R. J., Basso, M. A., & Wurtz, R. H. (2000). Discharge properties of neurons in the rostral superior colliculus of the monkey during smooth-pursuit eye movements. *J Neurophysiol*, 84(2), 876-891.
- Lee, C., Rohrer, W. H., & Sparks, D. L. (1988). Population coding of saccadic eye movements by neurons in the superior colliculus. *Nature*, 332(6162), 357-360.
- Lee, P., & Hall, W. C. (2006). An in vitro study of horizontal connections in the intermediate layer of the superior colliculus. *J Neurosci*, 26(18), 4763-4768.
- Lévy-Schoen, A. (1969). Détermination et latence de la réponse oculomotrice à deux stimulus simultanés ou successifs selon leur excentricité relative. *L'Année Psychologique*, 69(2), 373 - 392.
- Ludwig, C. J., Gilchrist, I. D., & McSorley, E. (2004). The influence of spatial frequency and contrast on saccade latencies. *Vision Research*, 44(22), 2597,2604.
- Ludwig, C. J., Gilchrist, I. D., & McSorley, E. (2005). The remote distractor effect in saccade programming: channel interactions and lateral inhibition. *Vision Research*, 45(9), 1177,1190.
- Ludwig, C. J., Gilchrist, I. D., & McSorley, E. (2005). The remote distractor effect in saccade programming: channel interactions and lateral inhibition. *Vision Res*, 45(9), 1177-1190.
- McIlwain, J. T. (1982). Lateral spread of neural excitation during microstimulation in intermediate gray layer of cat's superior colliculus. *J Neurophysiol*, 47(2), 167-178.
- McPeck, R. M., Skavenski, A. A., & Nakayama, K. (2000). Concurrent processing of saccades in visual search. *Vision Research*, 40(18), 2499,2516.
- McSorley, E., Haggard, P., & Walker, R. (2004). Distractor modulation of saccade trajectories: spatial separation and symmetry effects. *Exp Brain Res*, 155(3), 320-333.
- Meeter, M., Van der Stigchel, S., & Theeuwes, J. (2010). A competitive integration model of exogenous and endogenous eye movements. *Biol Cybern*, 102(4), 271-291.
- Meredith, M. A., & Ramoa, A. S. (1998). Intrinsic circuitry of the superior colliculus: pharmacophysiological identification of horizontally oriented inhibitory interneurons. *J Neurophysiol*, 79(3), 1597-1602.
- Michard, A., Têtard, C., & Lévy-Schoen, A. (1974). Attente du signal et temps de réaction oculomoteur. *L'Année Psychologique*, 74, 387-402.
- Munoz, D. P., & Everling, S. (2004). Look away: the anti-saccade task and the voluntary control of eye movement. *Nat Rev Neurosci*, 5(3), 218-228.
- Munoz, D. P., & Guitton, D. (1989). Fixation and orientation control by the tecto-reticulo-spinal system in the cat whose head is unrestrained. *Rev Neurol*, 145(8-9), 567-579.

- Munoz, D. P., & Istvan, P. J. (1998). Lateral inhibitory interactions in the intermediate layers of the monkey superior colliculus. *J Neurophysiol*, 79(3), 1193-1209.
- Munoz, D. P., & Wurtz, R. H. (1992). Role of the rostral superior colliculus in active visual fixation and execution of express saccades. *J Neurophysiol*, 67(4), 1000-1002.
- Munoz, D. P., & Wurtz, R. H. (1993). Fixation cells in monkey superior colliculus. I. Characteristics of cell discharge. *J Neurophysiol*, 70(2), 559-575.
- Munoz, D. P., & Wurtz, R. H. (1993). Fixation cells in monkey superior colliculus. II. Reversible activation and deactivation. *J Neurophysiol*, 70(2), 576-589.
- Munoz, D. P., & Wurtz, R. H. (1995). Saccade-related activity in monkey superior colliculus. I. Characteristics of burst and buildup cells. *J Neurophysiol*, 73(6), 2313-2333.
- Noda, H. (1991). Cerebellar control of saccadic eye movements: its neural mechanisms and pathways. *Jpn J Physiol*, 41(3), 351-368.
- Nuthmann, A., Vitu, F., Kliegl, R., & Engbert, R. (in prep.). The saccadic range effect revisited: Implications for eye-movement control in reading.
- Olivier, E., Dorris, M. C., & Munoz, D. P. (1999). Lateral interactions in the superior colliculus, not an extended fixation zone, can account for the remote distracter effect. *Behavioral and Brain Sciences*, 22(4), 694-698
- Olivier, E., Porter, J. D., & May, P. J. (1998). Comparison of the distribution and somatodendritic morphology of tectotectal neurons in the cat and monkey. *Vis Neurosci*, 15(5), 903-922.
- Ottes, F. P., Van Gisbergen, J. A., & Eggermont, J. J. (1985). Latency dependence of colour-based target vs nontarget discrimination by the saccadic system. *Vision Res*, 25(6), 849-862.
- Ottes, F. P., Van Gisbergen, J. A., & Eggermont, J. J. (1986). Visuomotor fields of the superior colliculus: a quantitative model. *Vision Res*, 26(6), 857-873.
- Pare, M., & Guitton, D. (1994). The fixation area of the cat superior colliculus: effects of electrical stimulation and direct connection with brainstem omnipause neurons. *Exp Brain Res*, 101(1), 109-122.
- Pélisson, D., Goffart, L., & Guillaume, A. (2003). Control of saccadic eye movements and combined eye/head gaze shifts by the medio-posterior cerebellum. *Progress in Brain Research*, 142, 69-89.
- Pélisson, D., Guitton, D., & Goffart, L. (1995). On-line compensation of gaze shifts perturbed by micro-stimulation of the superior colliculus in the cat with unrestrained head. *Experimental Brain Research*, 106(2), 196-204.
- Pierrot-Deseilligny, C., Rivaud, S., Gaymard, B., & Agid, Y. (1991). Cortical control of memory-guided saccades in man. *Experimental Brain Research*, 83(3), 607-617.
- Ploner, C. J., Ostendorf, F., & Dick, S. (2004). Target size modulates saccadic eye movements in humans. *Behav Neurosci*, 118(1), 237-242.
- Posner, M. I., & Cohen, Y. (1984). Components of visual orienting. Attention and Performance X: Control of Language Processes. In H. B. a. D. Bonwhuis. (Ed.), (pp. 551-556.). Erlbaum:: Hillsdale, N. J., .
- Pratt, J., Lajonchere, C. M., & Abrams, R. A. (2006). Attentional modulation of the gap effect. *Vision Res*, 46(16), 2602-2607.

- Purves, D., Augustine, G. J., Fitzpatrick, D., Hall, W. C., Lamantia, A.-S., McNamara, J. O., & al., e. (2005). *Neuroscience*. Bruxelles: De Boeck Université.
- Rafal, R., Egly, R., & Rhodes, D. (1994). Effects of inhibition of return on voluntary and visually guided saccades. *Can J Exp Psychol*, 48(2), 284-300.
- Rayner, K. (1998). Eye movements in reading and information processing: 20 years of research. *Psychol Bull*, 124(3), 372-422.
- Reingold, E. M., & Stampe, D. M. (2002). Saccadic inhibition in voluntary and reflexive saccades. *J Cogn Neurosci*, 14(3), 371-388.
- Robinson, D. A. (1972). Eye movements evoked by collicular stimulation in the alert monkey. *Vision Res*, 12(11), 1795-1808.
- Robinson, D. A., & Fuchs, A. F. (1969). Eye movements evoked by stimulation of frontal eye fields. *J Neurophysiol*, 32(5), 637-648.
- Robinson, F. R., & Fuchs, A. F. (2001). The role of the cerebellum in voluntary eye movements. *Annu Rev Neurosci*, 24, 981-1004.
- Rolfs, M. (2009). Microsaccades: small steps on a long way. *Vision Res*, 49(20), 2415-2441.
- Rolfs, M., & Vitu, F. (2007). On the limited role of target onset in the gap task: support for the motor-preparation hypothesis. *J Vis*, 7(10), 7 1-20.
- Ross, L. E., & Ross, S. M. (1980). Saccade latency and warning signals: stimulus onset, offset, and change as warning events. *Percept Psychophys*, 27(3), 251-257.
- Ross, S. M., & Ross, L. E. (1981). Saccade latency and warning signals: effects of auditory and visual stimulus onset and offset. *Percept Psychophys*, 29(5), 429-437.
- Saslow, M. G. (1967). Latency for saccadic eye movement. *J Opt Soc Am*, 57(8), 1030-1033.
- Sparks, D. L. (2002). The brainstem control of saccadic eye movements. *Nat Rev Neurosci*, 3(12), 952-964.
- Sparks, D. L., & Hartwich-Young, R. (1989). The deep layers of the superior colliculus. *Rev Oculomot Res*, 3, 213-255.
- Sparks, D. L., & Mays, L. E. (1980). Movement fields of saccade-related burst neurons in the monkey superior colliculus. *Brain Res*, 190(1), 39-50.
- Sparks, D. L., & Mays, L. E. (1990). Signal transformations required for the generation of saccadic eye movements. *Annu Rev Neurosci*, 13, 309-336.
- Tipper, S. P., Howard, L. A., & Jackson, S. R. (1997). Selective reaching to grasp: Evidence for distractor interference effects. *Visual Cognition*, 4, 1-38.
- Tipper, S. P., Howard, L. A., & Paul, M. A. (2001). Reaching affects saccade trajectories. *Exp Brain Res*, 136(2), 241-249.
- Trappenberg, T. P., Dorris, M. C., Munoz, D. P., & Klein, R. M. (2001). A model of saccade initiation based on the competitive integration of exogenous and endogenous signals in the superior colliculus. *J Cogn Neurosci*, 13(2), 256-271.
- Van der Stigchel, S., Meeter, M., & Theeuwes, J. (2006). Eye movement trajectories and what they tell us. *Neurosci Biobehav Rev*, 30(5), 666-679.
- Van Gisbergen, J. A., Van Opstal, A. J., & Tax, A. A. (1987). Collicular ensemble coding of saccades based on vector summation. *Neuroscience*, 21(2), 541-555.

- van Opstal, A. J., & van Gisbergen, J. A. (1989). A model for collicular efferent mechanisms underlying the generation of saccades. *Brain Behav Evol*, 33(2-3), 90-94.
- Van Opstal, A. J., & Van Gisbergen, J. A. (1989). A nonlinear model for collicular spatial interactions underlying the metrical properties of electrically elicited saccades. *Biol Cybern*, 60(3), 171-183.
- Vikstrom, K. (2009). *Yarbus goes shopping*. Paper presented at the 15th European Conference on Eye Movement, Southampton, United Kingdom.
- Vitu, F. (1991). The existence of a center of gravity effect during reading. *Vision Res*, 31(7-8), 1289-1313.
- Vitu, F. (2007). *Vers un modèle écologique de la vision active. Volume I – Synthèse*. Université de Provence - Aix-Marseille I.
- Vitu, F. (2008). About the global effect and the critical role of retinal eccentricity: Implications for eye movements in reading. *Journal of Eye Movement Research*, 2(3), 1-18.
- Vitu, F., Lancelin, D., Jean, A., & Farioli, F. (2006). Influence of foveal distractors on saccadic eye movements: a dead zone for the global effect. *Vision Res*, 46(28), 4684-4708.
- Walker, R., Deubel, H., Schneider, W. X., & Findlay, J. M. (1997). Effect of remote distractors on saccade programming: evidence for an extended fixation zone. *J Neurophysiol*, 78(2), 1108-1119.
- Walker, R., Kentridge, R. W., & Findlay, J. M. (1995). Independent contributions of the orienting of attention, fixation offset and bilateral stimulation on human saccadic latencies. *Exp Brain Res*, 103(2), 294-310.
- Walker, R., & McSorley, E. (2006). The parallel programming of voluntary and reflexive saccades. *Vision Res*, 46(13), 2082-2093.
- Walker, R., & McSorley, E. (2008). The Influence of Distractors on Saccade-Target Selection: Saccade Trajectory Effects. *Journal of Eye Movement Research*, 2(3), 1-13.
- Walker, R., McSorley, E., & Haggard, P. (2006). The control of saccade trajectories: direction of curvature depends on prior knowledge of target location and saccade latency. *Percept Psychophys*, 68(1), 129-138.
- Watanabe, K. (2001). Inhibition of return in averaging saccades. *Exp Brain Res*, 138(3), 330-342.
- Weber, H., Aiple, F., Fischer, B., & Latanov, A. (1992). Dead zone for express saccades. *Exp Brain Res*, 89(1), 214-222.
- White, B. J., Gegenfurtner, K. R., & Kerzel, D. (2005). Effects of structured nontarget stimuli on saccadic latency. *J Neurophysiol*, 93(6), 3214-3223.
- White, B. J., Kerzel, D., & Gegenfurtner, K. R. (2006). Visually guided movements to color targets. *Exp Brain Res*, 175(1), 110-126.
- White, J. M., Sparks, D. L., & Stanford, T. R. (1994). Saccades to remembered target locations: an analysis of systematic and variable errors. *Vision Res*, 34(1), 79-92.
- Wilimzig, C., Schneider, S., & Schoner, G. (2006). The time course of saccadic decision making: dynamic field theory. *Neural Netw*, 19(8), 1059-1074.

- Wurtz, R. H., Richmond, B. J., & Judge, S. J. (1980). Vision during saccadic eye movements. III. Visual interactions in monkey superior colliculus. *J Neurophysiol*, 43(4), 1168-1181.
- Yarbus, A. L. (Ed.). (1967). *Eye movements and Vision*. New York: Plenum Press.
- Zingale, C. M., & Kowler, E. (1987). Planning sequences of saccades. *Vision Res*, 27(8), 1327-1341.
- Zuber, B. L., & Stark, L. (1965). Microsaccades and the velocity-amplitude relationship for saccadic eye movements. *Science*, 150(702), 1459-1460.

Annexe 1

Liste des communications et publications dans des actes de conférence

Résumés publiés dans une revue à comité de lecture

Casteau, S. & Vitu, F. (2010). An attempt to generate vertical saccades with pairs of contralateral stimuli. *Perception*, 39, *ECVP Abstract Supplement* (33rd European Conference on Visual Perception, Lausanne, Suisse, 22-26 August 2010). - (communication affichée)

Casteau, S. & Vitu, F. (2011). Investigating the role of intra-collicular excitatory connections in the generation of vertical saccades: A Human behavioural study. *Journal of Vision*, 11 (11) (The Vision Science Society meeting, Naples, Florida, USA, May 6-11) – (communication affichée)

Casteau, S. & Vitu, F. (2011). Mapping the distribution of neural activity in humans' oculomotor centres: A behavioural study. *Journal of Eye Movement Research*, 4(3) (16th European Conference on Eye Movements, Marseille, 21 - 25 August 2011). - (communication affichée)

Casteau, S. & Vitu, F. (2011). Enhanced fixation activity reduces remote-distractor and global effects. *Journal of Eye Movement Research*, 4(3) (16th European Conference on Eye Movements, Marseille, 21 - 25 August 2011). - (communication orale)

Casteau, S. & Vitu, F. (2011). The uncertainty of target location: A tool to explore the neural mechanisms involved in the computation of vertical saccades in humans. *Perception*, 40, *ECVP Abstract Supplement* (11th European Conference on Visual Perception, Toulouse, 28 August - 1 September 2011). - (communication affichée)

Vitu, F., Casteau, S. (2008). Saccadic eye movements in two-stimulus visual displays: Foveal and peripheral distractor stimuli are not equal. *Perception*, 37, *ECVP Abstract Supplement* (31st European Conference on Visual Perception, Utrecht, Netherlands).

Conférences / Workshops Internationaux (Abstracts non publiés)

Casteau, S., & Vitu, F. (2008). Effect of stimulus position on saccade metrics. A foveal deadzone? ECRP Workshop, Salzburg, Autriche (communication orale)

Casteau, S., & Vitu, F. (2009). Evidence for and against a role of lateral interactions in saccade generation. Poster présenté à la 15th European Conference on Eye Movements, Southampton, Royaume-Uni. - (communication affichée)

Casteau, S., & Vitu, F. (2010). Lateral interactions influence WHERE but not WHEN the eyes move. Poster présenté à la 1st French-British Conference on Visual Perception, Paris, France. - (communication affichée)

Tandonnet, C., **Vitu, F.** & Casteau, S. (2009, août). Does size really matter? Influence of visual stimulus properties on saccade metrics in two-stimulus visual displays: revisited. *15th European Conference on Eye Movements (ECEM)*, Southampton.

Conférences Nationales

Casteau, S., & Vitu, F. (2009). Against a lateral interaction account of the Remote Distractor Effect on saccade latency. GDR-Vision, Toulouse, France - (communication orale)

Casteau, S. & **Vitu, F.** (2011, mai). On the role of intra-collicular excitatory connections in the generation of horizontal, oblique and vertical saccades: A human behavioural study. *10ème colloque de la Société de Neurosciences, Marseille, France.* - (communication affichée)

Les saccades sont de brefs mouvements des yeux dont le but est d'amener les objets visuels périphériques sur la partie fovéale de la rétine pour une analyse détaillée. L'ensemble des modèles considère que la programmation de la métrique des saccades reflète en premier lieu le codage spatial distribué au sein du colliculus supérieur (CS), et n'est que secondairement modulée par des processus cognitifs endogènes. De plus, la majorité considère que les interactions latérales entre les neurones du CS (locales et excitatrices ou distantes et inhibitrices) déterminent où mais aussi quand les yeux bougent. Nos études visaient à (1) tester et préciser la relation entre codage spatial distribué et métrique des saccades, (2) re-examiner si des stratégies visuelles peuvent déterminer où les yeux bougent, et (3) tester le rôle des interactions latérales. Elles reposaient sur l'enregistrement des mouvements oculaires de participants humains lors de la visée d'une cible visuelle, présentée seule ou accompagnée d'un distracteur. Nos résultats ont premièrement confirmé l'hypothèse de codage spatial distribué ; les champs d'intégration spatiale estimés à partir de la distance maximale entre deux stimuli pour l'exécution d'une saccade vers une position intermédiaire (ou effet global; Findlay, 1982) présentent des propriétés similaires aux champs récepteurs des neurones du CS. Deuxièmement, en désaccord avec l'hypothèse générale, des stratégies visuelles peuvent aussi amener le regard au centre de gravité de la configuration visuelle. Enfin, contrairement à l'hypothèse d'interactions latérales, l'effet d'un distracteur sur la latence des saccades (Walker et al., 1997) est indépendant de la distance qui le sépare de la cible. La variable critique étant l'excentricité des stimuli, ce serait plutôt la balance entre les activités de fixation et de mouvement qui déterminerait quand les yeux bougent. Notre travail présente l'intérêt d'avoir établi un nouvel ensemble de contraintes pour la modélisation des bases neurales et cognitives de la programmation saccadique.

Mots clés : saccades, effet global, effet des distracteurs éloignés, colliculus supérieur, codage spatial, interactions latérales, stratégies visuelles

Saccades are brief movements of the eyes which bring peripheral visual objects onto the central, foveal part of the retina for detailed visual analysis. All models assume that the programming of saccade metrics primarily reflects distributed spatial coding in the Superior Colliculus (SC), and is only modulated by cognitive, endogenous processes. Furthermore, the majority of models rely on the assumption that lateral interactions between collicular neurons (local and excitatory or distant and inhibitory) are responsible for both where and when the eyes move. The present studies aimed at (1) testing and specifying the relationship between distributed spatial coding and saccade metrics, (2) re-examining the role of visual strategies on saccade metrics, and (3) testing the role of lateral interactions. To this aim, humans' eye movements were recorded in saccade-target tasks, in which the target was presented with or without a distractor stimulus. Results first confirmed the distributed spatial-coding hypothesis by showing that spatial-integration fields as estimated by the maximal distance between two stimuli for the eyes to move to an intermediate location (or global effect; Findlay, 1982) share the same properties as the receptive fields of collicular neurons. Second, in contradiction with the general assumption, visual strategies can also take the eyes to the centre of gravity of the global visual configuration. Third, contrary to the lateral-interaction hypothesis, the effect of a distractor on saccade latency (Walker et al., 1997) is independent of its distance to the target. Since stimulus eccentricity is the critical variable, it seems that when the eyes move is determined instead by the balance between fixation and saccade-related activities. Our work thus proposes a new set of constraints for the modeling of the neural and cognitive bases of saccade programming.

Key-Words: Saccades, Global Effect, Remote Distractor Effect, Superior Colliculus, Distributed Spatial Coding, Lateral Interactions, Visual Strategies